© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über die Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ durch künstlich erzeugte Töne und verschiedenartige Geräusche

Von

Prof. a. D. Dr. Johannes Regen, Wien

(Vorgelegt in der Sitzung am 24. Juni 1926)

Vorwort.

Die im Jahre 1913 über das Alternieren der Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. (= *Pholidoptera aptera* Fab.) mit künstlich erzeugten Tönen angestellten Versuche ergaben, wie bereits berichtet,[1] kein positives Resultat. Es gelang damals nicht, eines der Versuchstiere zum Alternieren mit den Tönen einer Galtonpfeife oder einer Glocke zu bringen. Das Gelingen gerade dieser Versuche ist aber für die Entscheidung der Frage, welche Töne das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ zu rezipieren vermag, unerläßlich. Ich faßte daher den Entschluß, diese Versuche nochmals in Angriff zu nehmen.

Leider aber schreiten diese Untersuchungen nur langsam vorwärts; denn einerseits können die Versuche in jedem Jahre nur während einer sehr beschränkten Zeit angestellt werden, anderseits bereitet die Beschaffung eines geeigneten Untersuchungsmaterials und geeigneter Apparate große Schwierigkeiten. Eine schwere Erkrankung hinderte mich überdies lange Zeit hindurch an jeder wissenschaftlichen Arbeit.

Mit Rücksicht darauf nun, daß der Abschluß dieser Untersuchungen aus den angeführten Gründen in weitere Ferne gerückt erscheint, möchte ich schon jetzt über den bisher zurückgelegten Weg einen kurzen Bericht erstatten.

In der »Einleitung« wird eine zusammenfassende Übersicht der verschiedenen Stridulationsformen von *Thamnotrizon apterus*

[1] Regen J., Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂. Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien, Mathem.-naturw. Kl.; Bd. CXXIII, Abt. I, Juli 1914, p. 871.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fab. ♂ gegeben. Sie bilden die Grundlage der vorliegenden Untersuchungen.

Meinem hochgeschätzten Freunde, Herrn Dr. Wilhelm Gutmann, möchte ich an dieser Stelle für seine generöse Unterstützung meinen besten Dank aussprechen.

Einleitung.

Der Einzelgesang eines Männchens von *Thamnotrizon apterus* Fab. besteht aus Perioden von je 3 bis 20 und auch mehr Zirplauten.

Eine Periode bleibt entweder ungegliedert — die einzelnen Zirplaute folgen während der ganzen Periode gleichmäßig aufeinander — oder sie gliedert sich in zwei Teile, in ein Vorspiel und in ein Nachspiel. Im Vorspiel folgen die einzelnen Zirplaute rasch aufeinander,[1] im Nachspiel langsam,[2] beziehungsweise langsamer. Dem Nachspiel folgt eine längere Pause.

Der »Warnungsruf« besteht aus einer Gruppe von etwa 10 bis 20 Zirplauten, die äußerst schnell aufeinanderfolgen.

Zwei Männchen zirpen entweder selbständig, ohne sich gegenseitig zu beeinflussen, oder sie stimmen einen Wechselgesang an.

Beim Wechselgesang bringt zuerst das eine Männchen, der Vorsänger, und dann daran anschließend das zweite Männchen, der Nachsänger, seine Periode hervor.

Stimmt jedoch der Nachsänger ein, bevor der Vorsänger seine Periode beendet hat, so erschallen die betreffenden Abschnitte der beiden Perioden, beziehungsweise das Nachspiel des Vorsängers und das Vorspiel des Nachsängers zu gleicher Zeit; es entsteht ein Mittelspiel. In diesem Falle gliedert sich der Wechselgesang in drei Teile:

a) das Vorspiel,

b) das Mittelspiel und

c) das Nachspiel.

Im Mittelspiel erschallen die einzelnen Zirplaute der beiden Männchen entweder regellos durcheinander (ursprünglicher Fall) oder mehr oder weniger gleichzeitig, oder aber in regelmäßiger Folge abwechselnd nacheinander: die beiden Männchen alternieren.

---

[1] 20 Zirplaute in etwa 3 bis 4 Sekunden.

[2] 20 Zirplaute in etwa 5 bis 6 Sekunden.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die drei Stridulationsformen, Einzelgesang, Wechselgesang und Alternationsgesang, werden stets voneinander streng unterschieden.

Der Alternationsgesang spielt sich in der Regel folgendermaßen ab:

Der Vorsänger beginnt mit einem kurzen Vorspiel, der Nachsänger stimmt ein. Die einzelnen Zirplaute der beiden Männchen erschallen zunächst regellos durcheinander, sodann mehr oder weniger gleichzeitig. Nachdem der Einklang hergestellt ist, beginnen sie zu alternieren, wobei sie abwechselnd mit jedem zweiten Zirplaut aussetzen. Hat der eine Partner zu alternieren aufgehört, fügt der andere ein kurzes Nachspiel hinzu. Hierauf tritt, so wie beim Wechselgesang, eine längere Pause ein. Dann wiederholt sich die Strophe. Dabei verbleibt der Vorsänger oft stundenlang in seiner Rolle.

Eine alternierende Periode gliedert sich demnach in drei Teile:

a) das Vorspiel,
b) das Alternationsspiel (das Alternieren) und
c) das Nachspiel.

Vor- und Nachspiel treten hinsichtlich ihres Umfanges hinter dem Alternationsspiel, wenn dieses zur vollen Entfaltung gekommen ist, ganz zurück und können schließlich auch vollständig entfallen.

Das Alternationsspiel ist ein typisch gestaltetes Mittelspiel. Im Vorspiel einer alternierenden Periode ist neben dem Vorspiel des Vorsängers in der Regel auch noch ein Teil des ursprünglichen Mittelspiels enthalten.

Hinsichtlich des Verhaltens von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ beim Stridulieren während der einzelnen Tageszeiten gilt, günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt, im großen ganzen folgendes als Regel:

Nach einer längeren Ruhepause, während deren sich die Männchen, namentlich wenn sie sich sonnen, verhältnismäßig sehr still verhalten und nur hie und da einen Warnungsruf vernehmen lassen, beginnt im Verlaufe des Nachmittags der Einzelgesang. Die einzelnen Perioden desselben erschallen anfangs oft ähnlich wie Warnungsrufe. Nach und nach verlieren sie diesen Charakter, indem die einzelnen Zirplaute nunmehr weniger rasch aufeinanderfolgen. Die Perioden werden länger und ertönen immer häufiger, je mehr sich die Sonne dem Untergang nähert. Am Abend, während der Nacht und am frühen Morgen wird bald der Wechselgesang, bald der Alternationsgesang angestimmt. Oft halten aber die Männchen an einer der beiden Stridulationsformen, sehr gerne namentlich an der letzteren, auch lange Zeit hindurch fest. Im Verlaufe des späten Morgens und des Vormittags werden die Perioden

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wieder kürzer und seltener und schließlich hören die gemeinsamen Gesänge ganz auf. Nur hie und da erschallen noch kurze Einzelgesänge. Die Zeit der Ruhe ist gekommen.

Findet sich ein paarungslustiges Weibchen bei einem in Gesellschaft anderer Männchen zirpenden Männchen ein, so gibt dieses auf der Stelle seinen Wechselgesang, beziehungsweise seinen Alternationsgesang auf und beginnt sich zu paaren. Reißt sich jedoch das Weibchen, noch bevor die Paarung vollendet ist, vom Männchen los und entweicht aus seiner Nähe, dann läßt dieses seine Zirplaute in ganz kurzen Perioden als Einzelgesang erschallen. Dabei werden die Zirplaute in der Regel in der normalen Lautstärke hervorgebracht. Das hie und da in solchen Fällen von mir früher beobachtete, durch schrillere Zirplaute unterbrochene leise »Trr« ist wohl als Ausnahme zu betrachten.

Durch mehrjährige Beobachtungen konnte ich feststellen, daß sich bei der Stridulation während des imaginalen Lebens von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂, teilweise unter dem Einflusse der Temperatur,[1] eine gewisse Entwicklung vollzieht.

Hiebei kann man zwei Abschnitte unterscheiden.

Der erste Abschnitt umfaßt die Zeit des Wechselgesanges, der zweite die Zeit des Alternationsgesanges.

In der ersten Zeit des imaginalen Lebens der Männchen sind Einzelgesang und Wechselgesang vorherrschend. In Gebieten, welche von diesem Tier besonders dicht bevölkert waren, konnte ich an warmen Abenden bei mehrtägiger Beobachtung keine andere Stridulationsform feststellen, als nur den Wechselgesang.[2]

Im Mittelspiel werden zwar hie und da einzelne Stellen alternierend hervorgebracht, doch verläuft dieses erste, kurze Alternieren namentlich bei höheren Temperaturen äußerst rasch, fast wie zufällig. Jedes Männchen bringt nämlich seine Zirplaute so schnell hervor wie beim Einzelgesang.

Die Entwicklung zum normalen, mittelschnellen oder mäßig langsamen Alternieren geschieht in der Weise, daß vor allem das Tempo, besonders unter dem Einflusse niedrigerer Temperatur, langsamer wird und im Mittelspiel stellenweise der Einklang zur Ausbildung kommt.

Die Bedeutung des Einklangs liegt in folgendem:

Die Männchen bringen zwar schon bei ihrem ersten normalen Alternieren einige Zirplaute in regelmäßiger Alternationsfolge hervor, sie geraten jedoch anfangs mit ihren Zirplauten bald auseinander. Ihr außerordentlich feines Gehör setzt sie aber instand, hiebei schon

[1] Den Grad der Temperatureinwirkung im besonderen festzustellen, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.

[2] So namentlich in der Umgebung von Kranj (Jugoslawien) im Jahre 1920.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ganz geringfügige Differenzen wahrzunehmen. Sie geben nun das unregelmäßige Alternieren auf, zirpen aber weiter und versuchen, den Einklang herzustellen. Dies geschieht, indem die Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Zirplaute aufeinanderfolgen, nicht selten unter starker Betonung jedes einzelnen Zirplautes, beiderseits ausreguliert und so der Synchronismus der Bewegung beider Zirpapparate herbeigeführt wird. Sobald der Einklang hergestellt ist, beginnen sie wieder zu alternieren.

Das Unisonospiel ermöglicht somit in ausgezeichneter Weise die Ausregulierung des Tempos, dessen genaue Einhaltung eine unerläßliche Voraussetzung für das regelmäßige Alternationsspiel bildet.[1]

Im zweiten Entwicklungsabschnitt ist das normale Alternieren vorherrschend. Von besonderem Interesse ist es, daß die Männchen auch in der Zeit der höchsten Entwicklung des Alternationsgesanges zu Beginn ihres allabendlichen Alternierens niemals sofort umfangreiche Perioden hervorbringen. Diese sind vielmehr anfangs nur kurz und werden erst allmählich länger.

Mit zunehmendem Alter wird das Alternieren weniger lebhaft. Altersschwache Männchen alternieren nur noch mit einigen wenigen Zirplauten und schließlich bringen sie ihre kurzen Perioden nur mehr einzeln hervor.

Versuche.

Die Apparate, deren ich mich bei diesen Untersuchungen bediente, werden bei jedem einzelnen Versuch angeführt.

Die Versuchstiere befanden sich in kleinen, mit Drahtnetzen verschlossenen Terrarien. Die Dimensionen eines solchen Behälters waren: Länge = 16 *cm*, Breite = Höhe = 8 *cm*. Die Tiere wurden einzeln gehalten. Befinden sich nämlich mehrere Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. in einem zu kleinen Behälter, so alternieren sie nicht oder nur ganz kurz.

---

[1] Nun interessierte mich die Frage: Würden Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab., die als junge Imagines noch niemals mit ihren Altersgenossen alterniert haben, als ältere Imagines mit diesen alternieren?

Die ersten diesbezüglichen Untersuchungen wurden im Jahre 1925 in Angriff genommen. Wegen Mangels an geeignetem Material konnte ich jedoch damals nur ein einziges Männchen für diesen Versuch verwenden. Dieses war nun, als es in die Nähe seiner Altersgenossen gebracht wurde, die bereits eine Woche lang jeden Abend miteinander alterniert hatten, anfangs anscheinend nicht imstande, mit ihnen längere Zeit hindurch gleichmäßig zu alternieren. Schon nach etwa sechs bis zehn Zirplauten kam es aus dem Tempo und es entstand ein ungleichmäßiges, gleichsam hinkendes Alternieren, das bei lang andauernden Perioden immer wieder durch Herbeiführung des Einklanges ausgeglichen wurde.

Um zu einem sicheren Ergebnis zu gelangen, will ich diese Versuche in den ächsten Jahren in größerem Ausmaße fortsetzen.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

I. Die Stridulation wird durch den Ton einer Galtonpfeife gestört.

Ich begann die Versuche damit, daß ich das Gezirpe zunächst eines einzelnen, sodann das zweier Männchen störte.

Ein Versuchstier.

Wurde in der Nähe eines einzeln zirpenden Männchens, das längere Perioden, etwa von 15 bis 20 Zirplauten, hervorbrachte, kurz nachdem es seine Periode begonnen hatte, mit einer auf seinen Zirplaut beiläufig gestimmten Galtonpfeife ein Pfiff ausgestoßen, so hörte das Tier beinahe plötzlich zu zirpen auf. Es ließ nun entweder eine längere Pause eintreten, oder — und das war sehr auffallend — es hielt nur so lange inne, als der Ton der Pfeife andauerte, um, sobald die Pfeife schwieg, die unterbrochene Periode noch eine Zeitlang fortzusetzen.

Der Versuch ließ sich in der Regel etliche Male wiederholen. Dann aber wurde das Tier unruhig, wechselte seinen Standort und verstummte auf längere Zeit.

Ich bemerke, daß die beschriebene Störung auf größere Entfernung bisher niemals bewirkt werden konnte.

Zwei Versuchstiere.

Die Störung des Wechselgesanges vollzog sich in ähnlicher Weise wie die Störung des Einzelgesanges.

Die Störung des Alternierens wurde auf folgende Weise bewirkt:

Sobald zwei Männchen, die etwa 3 *m* voneinander entfernt waren, ihre Perioden anstimmten, wurde beiläufig in der Mitte zwischen den beiden Versuchstieren eine auf den Stridulationslaut des Vorsängers annähernd gestimmte Galtonpfeife zum Ertönen gebracht, wobei deren kurze Pfiffe mitten in der Periode regellos nacheinander ertönten.

Hiebei ergab sich folgendes:

1. Falls die Pfeife während des Vorspieles erschallte, konnten die Versuchstiere niemals zum Alternieren übergehen.

2. Ertönte die Pfeife während des Alternierens, so gerieten die beiden Männchen mit ihren Zirplauten, die bisher in gleichen Intervallen erschallten, bald auseinander und konnten, so lange die Pfeife ertönte, nicht mehr weiter alternieren. Sie hörten entweder bald zu zirpen auf, oder ihre Zirplaute erschallten, falls sie weiter zirpten, regellos durcheinander.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es lag nun der Gedanke nahe, die Pfeife nach und nach auf verschiedene Töne abzustimmen und mit jedem einzelnen Ton die Störung zu versuchen.

Als ich mir jedoch vor Augen hielt, daß meine Versuchstiere auch dann, wenn sie ihrer Tympanalorgane vollständig beraubt sind, noch immer eine gewisse Schallempfindlichkeit besitzen,[1] die Störung des Alternierens demnach ebensogut durch Töne bewirkt werden könnte, die vom Tympanalorgan gar nicht aufgenommen werden, kam ich zu der Einsicht, daß durch derlei Versuche kein einwandfreies Resultat zu erzielen sei.

Durch frühere Untersuchungen wurde bewiesen,[2] daß eine präzise Wahrnehmung des Stridulationsschalles einzig und allein nur durch das Tympanalorgan herbeigeführt wird. Wollte ich also erfahren, welche Töne das Tympanalorgan genau und deutlich zu rezipieren vermag, so mußte ich an Stelle des Stridulationsschalles diese Töne setzen, mit anderen Worten, ich mußte meine Versuchstiere zum Alternieren mit künstlich erzeugten Tönen bringen.

II. *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ alterniert mit einem künstlichen Zirpapparat.

Bei diesen Versuchen handelte es sich, wie bereits angedeutet, darum, den Stridulationsschall des Nachsängers durch den Versuchston zu ersetzen und die beiden Schalle, vom Vorsänger unbemerkt, miteinander zu vertauschen. Sollte der Versuch gelingen, so mußten beide Forderungen erfüllt werden.

Am Abend, wenn das Alternieren sich entspann, begannen die Versuche und dauerten mit einigen Unterbrechungen oft die ganze Nacht hindurch.

Zunächst wurden aus einer größeren Schar zirpender Männchen die beiden Versuchstiere ausgewählt. Es waren dies jene zwei Männchen, die des Abends bereits in kürzeren Perioden besonders lebhaft alternierten. Sie wurden nun aus dem Vorzimmer, wo sie sich während des Tages in der Gesellschaft ihrer Artgenossen befanden, in ihren Behältern in das Experimentierzimmer gebracht und auf zwei Tischen etwa $2 \cdot 5\,m$ voneinander entfernt auf einer Unterlage von je sechs Watteblättern, wodurch sie vor Erschütterungen geschützt werden sollten, aufgestellt.

Die beiden Versuchstiere hörten nun in der Regel, durch diese Manipulationen beunruhigt, zu zirpen auf. Da sie aber durch

---

[1] A. a. O. (siehe p. 329, Anm. 1) p. 892.

[2] Regen J., Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien, Mathem.-naturw. Kl., III. Abt., Bd. 117, Oktober 1908.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

I. Die Stridulation wird durch den Ton einer Galtonpfeife gestört.

Ich begann die Versuche damit, daß ich das Gezirpe zunächst eines einzelnen, sodann das zweier Männchen störte.

Ein Versuchstier.

Wurde in der Nähe eines einzeln zirpenden Männchens, das längere Perioden, etwa von 15 bis 20 Zirplauten, hervorbrachte, kurz nachdem es seine Periode begonnen hatte, mit einer auf seinen Zirplaut beiläufig gestimmten Galtonpfeife ein Pfiff ausgestoßen, so hörte das Tier beinahe plötzlich zu zirpen auf. Es ließ nun entweder eine längere Pause eintreten, oder — und das war sehr auffallend — es hielt nur so lange inne, als der Ton der Pfeife andauerte, um, sobald die Pfeife schwieg, die unterbrochene Periode noch eine Zeitlang fortzusetzen.

Der Versuch ließ sich in der Regel etliche Male wiederholen. Dann aber wurde das Tier unruhig, wechselte seinen Standort und verstummte auf längere Zeit.

Ich bemerke, daß die beschriebene Störung auf größere Entfernung bisher niemals bewirkt werden konnte.

Zwei Versuchstiere.

Die Störung des Wechselgesanges vollzog sich in ähnlicher Weise wie die Störung des Einzelgesanges.

Die Störung des Alternierens wurde auf folgende Weise bewirkt:

Sobald zwei Männchen, die etwa 3 *m* voneinander entfernt waren, ihre Perioden anstimmten, wurde beiläufig in der Mitte zwischen den beiden Versuchstieren eine auf den Stridulationslaut des Vorsängers annähernd gestimmte Galtonpfeife zum Ertönen gebracht, wobei deren kurze Pfiffe mitten in der Periode regellos nacheinander ertönten.

Hiebei ergab sich folgendes:

1. Falls die Pfeife während des Vorspieles erschallte, konnten die Versuchstiere niemals zum Alternieren übergehen.

2. Ertönte die Pfeife während des Alternierens, so gerieten die beiden Männchen mit ihren Zirplauten, die bisher in gleichen Intervallen erschallten, bald auseinander und konnten, so lange die Pfeife ertönte, nicht mehr weiter alternieren. Sie hörten entweder bald zu zirpen auf, oder ihre Zirplaute erschallten, falls sie weiter zirpten, regellos durcheinander.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es lag nun der Gedanke nahe, die Pfeife nach und nach auf verschiedene Töne abzustimmen und mit jedem einzelnen Ton die Störung zu versuchen.

Als ich mir jedoch vor Augen hielt, daß meine Versuchstiere auch dann, wenn sie ihrer Tympanalorgane vollständig beraubt sind, noch immer eine gewisse Schallempfindlichkeit besitzen,[1] die Störung des Alternierens demnach ebensogut durch Töne bewirkt werden könnte, die vom Tympanalorgan gar nicht aufgenommen werden, kam ich zu der Einsicht, daß durch derlei Versuche kein einwandfreies Resultat zu erzielen sei.

Durch frühere Untersuchungen wurde bewiesen,[2] daß eine präzise Wahrnehmung des Stridulationsschalles einzig und allein nur durch das Tympanalorgan herbeigeführt wird. Wollte ich also erfahren, welche Töne das Tympanalorgan genau und deutlich zu rezipieren vermag, so mußte ich an Stelle des Stridulationsschalles diese Töne setzen, mit anderen Worten, ich mußte meine Versuchstiere zum Alternieren mit künstlich erzeugten Tönen bringen.

II. *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ alterniert mit einem künstlichen Zirpapparat.

Bei diesen Versuchen handelte es sich, wie bereits angedeutet, darum, den Stridulationsschall des Nachsängers durch den Versuchston zu ersetzen und die beiden Schalle, vom Vorsänger unbemerkt, miteinander zu vertauschen. Sollte der Versuch gelingen, so mußten beide Forderungen erfüllt werden.

Am Abend, wenn das Alternieren sich entspann, begannen die Versuche und dauerten mit einigen Unterbrechungen oft die ganze Nacht hindurch.

Zunächst wurden aus einer größeren Schar zirpender Männchen die beiden Versuchstiere ausgewählt. Es waren dies jene zwei Männchen, die des Abends bereits in kürzeren Perioden besonders lebhaft alternierten. Sie wurden nun aus dem Vorzimmer, wo sie sich während des Tages in der Gesellschaft ihrer Artgenossen befanden, in ihren Behältern in das Experimentierzimmer gebracht und auf zwei Tischen etwa $2 \cdot 5\,m$ voneinander entfernt auf einer Unterlage von je sechs Watteblättern, wodurch sie vor Erschütterungen geschützt werden sollten, aufgestellt.

Die beiden Versuchstiere hörten nun in der Regel, durch diese Manipulationen beunruhigt, zu zirpen auf. Da sie aber durch

---

[1] A. a. O. (siehe p. 329, Anm. 1) p. 892.

[2] Regen J., Das tympanale Sinnesorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ als Gehörapparat experimentell nachgewiesen. Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien, Mathem.-naturw. Kl., III. Abt., Bd. 117, Oktober 1908.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die offene Tür des Experimentierzimmers das Gezirpe der im Vorzimmer verbliebenen Genossen vernehmen konnten, beruhigten sie sich meistens bald und begannen wieder zu alternieren.

Nun wurde eine Galtonpfeife auf den Stridulationslaut des Nachsängers gestimmt. In der Erwartung nämlich, der Vorsänger werde bei zäher Ausdauer des Experimentierenden schließlich doch dahin gebracht werden können, mit den Tönen der Galtonpfeife zu alternieren, wurde zunächst dieses Gerät zur Erzeugung des Versuchstones benützt.

Sobald die beiden Versuchstiere längere Perioden anstimmten und die alternierenden Perioden 20 und mehr Zirplaute umfaßten, begann der Versuch.

In einer Entfernung von etwa $2 \cdot 5\,m$ hinter dem Nachsänger wurde der Versuchston zum Ertönen gebracht, und zwar in der Weise, daß die einzelnen Zirplaute des Nachsängers und die einzelnen Töne der Galtonpfeife möglichst gleichzeitig erschallten. Wenn die beiden Männchen weiter alternierten, was beinahe immer der Fall war, verließ ich meinen Standort und näherte mich langsam und, um Erschütterungen des Bodens zu vermeiden, möglichst behutsam dem Nachsänger. Unterwegs betätigte ich die Galtonpfeife weiter im Alternationstempo des Nachsängers. In seiner Nähe blieb ich stehen und brachte nun den tönenden Apparat immer näher und näher an ihn heran, bis er, was meistens bald geschah, zu zirpen aufhörte, während ich im selben Tempo wie bisher den Versuchston weiter erzeugte und horchte, ob der Vorsänger mit diesem weiter alternieren werde. Dies war jedoch nicht der Fall. Sobald nämlich der Nachsänger verstummte, hörte in der Regel auch der Vorsänger zu zirpen auf. Zirpte dieser aber hie und da nach dem Verstummen des Nachsängers noch einige Zeit allein weiter, so alternierte er mit dem von mir erzeugten Ton nicht, sondern ließ seine Zirplaute rasch aufeinanderfolgen, so daß die beiden Schalle nun regellos durcheinander ertönten.

Der Vorsänger alternierte demnach die ganze Zeit hindurch einzig und allein nur mit den Zirplauten des Nachsängers und nicht, wie es den Anschein haben konnte, mit diesen und dem Versuchston zugleich. Die Vertauschung der beiden Schalle wurde somit von dem Vorsänger bemerkt. Der Versuch war mißlungen.

Bei den verschiedenen Wiederholungen dieses Versuches kam es mir hie und da vor, als ob sich das Tempo der beiden alternierenden Männchen durch die Töne der Galtonpfeife ein klein wenig beeinflussen ließe. Ein sicherer Erfolg zeigte sich jedoch nach keiner Richtung hin. So mußte ich wohl annehmen, mein Versuchstier unterscheide allzuscharf den Stridulationsschall seiner Spezies von den Tönen der Galtonpfeife, um sich von diesen täuschen zu lassen.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nun schien nur der eine Weg offen: den Stridulationsschall zu analysieren und zu versuchen, ihn dann auf Grund der gewonnenen Daten mit Hilfe eines künstlichen Stridulationsapparates nachzubilden.[1]) Da jedoch der zu analysierende Stridulationsschall zweifellos ein kompliziertes Gemisch von verschiedenen Tönen darstellt, erschien eine vollkommene Lösung der gestellten Aufgabe schon von vornherein sehr unwahrscheinlich. Ich mußte aber versuchen, wenigstens das Mögliche zu erreichen.

Um für die Konstruktion eines derartigen Apparates die notwendigen Anhaltspunkte zu gewinnen, untersuchte ich zunächst den Stridulationsschall meines Versuchstieres. Hiebei bediente ich mich der photographischen Registriermethode.[2] Aus der erhaltenen Kurve war zu entnehmen, daß ein Zirplaut etwa $^1/_5$ einer Sekunde dauert. Die Kurve zeigte ferner vier Maxima, die durchschnittlich in einem Intervall von etwa $^3/_{50}$ einer Sekunde aufeinanderfolgen. Durch die vier Maxima wird wohl das Intermittierende des Stridulationsschalles angedeutet, hervorgerufen offenbar dadurch, daß während der Erzeugung eines Zirplautes die Schrillader und die Schrillkante[4] viermal miteinander in Kontakt geraten. Aus welchen Bestandteilen aber das untersuchte Tongemisch zusammengesetzt ist, darüber gab die Kurve keine Auskunft.

Da ich hierüber auf diesem Wege nichts erfahren konnte, nahm ich, um das Gebiet der wirksamen Töne wenigstens nach der einen Seite hin begrenzen zu können, vorläufig an — und die späteren Versuche rechtfertigten diese Annahme —, daß die Töne, für die das Tympanalorgan von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ besonders empfindlich ist, höher lägen als der Ton, auf den die

---

[1] Diese Idee hatte ich bereits im Jahre 1912, als ich mich mit Untersuchungen über den Gehörsinn von *Liogryllus campestris* L. ♀ befaßte. Um nämlich die Versuche einwandfrei gestalten zu können, mußte ich damals bei der Versuchsanordnung den Geruchssinn meiner Versuchstiere ausschalten. Dies sollte unter anderem durch Ersetzung des zirpenden Männchens durch einen Zirpapparat geschehen. Als ich aber später die Weibchen durch telephonisch übertragene Zirplaute ihrer Männchen zum Telephon anlocken konnte, trat das Problem des künstlichen Zirpapparates in den Hintergrund, bis es bei diesen Versuchen wieder aktuell wurde. Siehe darüber:

Regen J., Experimentelle Untersuchungen über das Gehör von *Liogryllus campestris* L. Zoolog. Anz. Bd. XL, Nr. 12, vom 29. Oktober 1912, p. 326.

— Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Archiv, Bd. 155, Bonn 1913.

Eine zusammenfassende Darstellung dieser Untersuchungen wird in einem späteren Zeitpunkte erfolgen.

[3] Vgl. Regen J., Untersuchungen über die Stridulation von *Gryllus campestris* L. ♂ unter Anwendung der photographischen Registriermethode. Zool. Anz. Bd. XLII, Nr. 3 vom 6. Juni 1913.

[4] Regen J., Neue Beobachtungen über die Stridulationsorgane der saltatoren Orthopteren. Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Wien, Bd. XIV, Heft 3, 1903.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Galtonpfeife gestimmt war. Da nach Edelmann[1] die von der Galtonpfeife erzeugten Töne obertonfrei sind, würde durch diese Annahme das ablehnende Verhalten meines Versuchstieres gegen diesen Ton erklärlich. Es war demnach zu erwarten, daß ein Versuchston mit vielen Obertönen, wie er etwa beim entsprechenden Anschlag einer Saite entsteht, für meine Zwecke günstiger sein werde als ein reiner Ton.

Ich konstruierte nun auf Grund dieser Annahme und der wenigen bei der Untersuchung des Stridulationsschalles erhaltenen Daten einen Tonapparat, dem Wesen nach ein kleines Monochord, dessen Saite von vier Plektren so rasch hintereinander angeschlagen werden konnte, daß die einzelnen Schläge in einem Intervall von beiläufig $^3/_{50}$ einer Sekunde aufeinanderfolgten. Um dies zu erreichen, wurden die Plektren innerhalb eines kurzen Bogens in erforderlichen Abständen voneinander auf der Peripherie eines Rades befestigt, dessen Achse mit einer Kurbel versehen war. Bei jeder mit der Hand entsprechend rasch ausgeführten vollen Umdrehung dieses Plektrenrades entstand also ein intermittierender Ton, der bei richtigen Dimensionen der wesentlichen Bestandteile des Apparates wenigstens in einigen Beziehungen dem Zirplaut meines Versuchstieres nahe kam.

Dadurch, daß die Entfernung zwischen der Saite und den Spitzen der elastischen Plektren verändert werden konnte, war es möglich, auch die Stärke des Tones zu regulieren. Die Kleinheit des Apparates erlaubte es, diesen in der einen Hand zu halten und mit der anderen das Plektrenrad zu betätigen.

Der mit diesem Apparat erzeugte Ton erschien dem menschlichen Ohr tatsächlich dem Stridulationsschall ähnlicher als der Ton der Galtonpfeife; namentlich die Dauer und das Intermittierende des Zirplautes waren trefflich wiedergegeben.

Ich versuchte nun zunächst das Alternieren mit dem Ton meines Monochords zu stören.

Die erste Wirkung war verblüffend. Die beiden alternierenden Männchen hörten, sobald der Ton meines Apparates erklang, wie mit einem Schlag zu zirpen auf. Im Vergleiche mit der durch die Galtonpfeife bewirkten Störung war diese wesentlich bestimmter.

Nun ging ich mit einiger Zuversicht an die Wiederholung des vorher beschriebenen Versuches. An die Stelle der Galtonpfeife trat nun der neue Tonapparat.

Doch auch jetzt war es nicht möglich, ein günstiges Resultat zu erzielen. Ich konnte wohl mit dem neuen Versuchston das Alternieren der beiden Versuchstiere beliebig oft stören, doch zum Alternieren mit diesem Ton war der Vorsänger nicht zu bewegen.

---

[1] Mitteilung Nr. 7 des Physikalisch-mechanischen Institutes von Prof. Dr. M. Th. Edelmann, München, p. 3.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nach diesem neuerlichen Mißerfolg erwog ich ernstlich die Einstellung dieser Versuche; denn die bisher geschilderten Ergebnisse drängten zur Annahme, das Tympanalorgan meines Versuchstieres sei derart empfindlich, daß es auf jede, auch die geringste Änderung in der Klangfarbe des Stridulationsschalles reagiere, daß also das Tier jede Abweichung in dieser Hinsicht immer als verdächtige Täuschung erkenne. Dann wäre allerdings, da keine Möglichkeit bestand, den Stridulationsschall künstlich genau nachzuahmen, jede weitere Fortsetzung dieser Versuche mit den mir zur Verfügung stehenden Versuchsapparaten vollkommen zwecklos gewesen. Gegen eine solche Annahme sprachen aber folgende Beobachtungen:

1. Der Stridulationsschall verschiedener Individuen von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ ist nicht gleich. Bei einigen ertönt er höher, bei anderen tiefer; einige bringen äußerst hell klingende, andere ziemlich dumpf erschallende Zirplaute hervor. Und doch alternieren alle diese Tiere ohne weiteres miteinander.

2. Männchen, deren Stridulationsapparat verschiedene Beschädigungen oder Mißbildungen aufweist und deren Zirplaute infolgedessen in einzelnen Fällen — solche Fälle wurden in der freien Natur beobachtet — vom menschlichen Ohr kaum noch als von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ stammend erkannt werden, sind dennoch imstande, wenn auch auf kleinere Entfernungen, miteinander oder mit solchen, die einen normalen Zirpapparat besitzen, zu alternieren.

Wie weit solche Abweichungen in der Klangfarbe des Stridulationsschalles gehen dürfen, damit dieser von Artgenossen noch als arteigen erkannt werden könne, ist zwar nicht bekannt; die Grenzen dieser Möglichkeiten dürften aber nach den angeführten Beobachtungen keinesfalls allzu enge sein. Ich entschloß mich daher, diese Untersuchungen fortzuführen und dachte zunächst daran, diese Grenzen durch künstliche Eingriffe in den Stridulationsapparat (Überziehen der Elytren, beziehungsweise der großen tönenden Membran, des sogenannten Spiegels, dann der kleineren schallerzeugenden Membranen mit verschiedenen Substanzen; sukzessive Entfernung der genannten Membranen; Zerstörung einzelner Teile der Schrillader u. ä. m.) möglichst zu erweitern und dann, falls die operierten Tiere alterniert hätten, mit diesen weiter zu experimentieren. Da dies alles aber wahrscheinlich wieder nur einen Umweg bedeutet hätte und ich überdies mein kostbares, sehr schwer zu beschaffendes Untersuchungsmaterial schonen mußte, war ich gezwungen, einen anderen Weg zu suchen.

Die einleitend mitgeteilten Beobachtungen gaben mir dabei einen Fingerzeig.

Das Verhalten der jungen Imagines, welche erst nach und nach unter wiederholter Zuhilfenahme des Einklangs umfangreiche alternierende Perioden hervorbringen, schien anzudeuten, daß das lang

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

andauernde, regelmäßige Alternieren gewissermaßen erst erlernt und eingeübt werden müsse. So kam ich auf den Gedanken, diese Versuche nicht mit älteren, sondern mit möglichst jungen Imagines anzustellen. Ich dachte dabei noch folgendes:

Ist meinen Versuchstieren beim Anstimmen ihres Wechselgesanges und namentlich beim Alternieren wirklich »daran gelegen«, die Zirplaute ihrer Partner genau und deutlich wahrzunehmen, dann werden sie mit der Zeit auch auf den fremden Ton, der immer und immer wieder ihren Gesang schon seit ihrem ersten imaginalen Lebensabschnitte stört, ihre »Aufmerksamkeit lenken« und sich also nach und nach an ihn gewöhnen. Es wird daher schließlich eine Zeit kommen, wo ihnen der künstlich erzeugte Ton nicht mehr fremdartig erscheinen wird, und dann werden sie mit diesem Ton alternieren, — immer vorausgesetzt, daß sie am Alternieren als solchem ein »Interesse« haben.

Der Versuch reizte mich von neuem und ich ging wieder mit frischer Zuversicht an die Arbeit.

Zu diesen Versuchen konnte natürlich nur eine sehr beschränkte Anzahl von Versuchstieren verwendet werden. Ich wählte drei Männchen *A, B, C* aus, die erst vor kurzer Zeit Imagines geworden waren. Ihre Zirplaute konnte ich schon von weitem voneinander unterscheiden. Sie waren nämlich verschieden hoch und stark.

Die Höhe des vorherrschenden Tones beim Stridulationsschall wurde mit Hilfe der Galtonpfeife bestimmt und war bei dem Männchen

A etwa a_5, stark und rein, bei
B etwa h_5, schwach, aber sehr rein, und bei
C etwas tiefer als ungemein stark, aber rasselnd.

Das erste Männchen war ein prächtig entwickeltes Tier von normaler Größe, das zweite klein, das dritte auffallend groß, beinahe plump. Sie stammten aus dem Anningergebiet (Niederösterreich).

Als Versuchston verwendete ich aus früher angedeuteten Gründen den Saitenklang meines Monochords.

Ich beschränkte mich zunächst darauf, die drei Männchen Tag für Tag bei ihrer Stridulation planmäßig zu stören. Der Saitenklang meines Tonapparats verfolgte sie während ihres Einzelgesanges nicht minder als während ihres Wechselgesanges. Ebenso störte ich sie, soweit es mir möglich war, bei den ersten kurzen, rasch verlaufenden alternierenden Perioden und bei den ersten Anfängen des normalen Alternierens.

Bei diesem fast ununterbrochenen Kontakt mit den Versuchstieren konnte ich so manches feststellen, was mir bis dahin entgangen war.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dies war namentlich in jenem Zeitabschnitte der Fall, als der Wechselgesang schon seltener, das Alternieren dagegen bereits häufiger zu hören war. Die Männchen wechselten da nämlich mit den beiden Stridulationsformen von Zeit zu Zeit ab. Sie alternierten manchmal längere Zeit hindurch, stimmten jedoch plötzlich, wie auf ein gegebenes Zeichen, einen Wechselgesang an, den sie dann oft stundenlang fortsetzten. Während sie aber später, als sie älter waren, bei ihrem Wechselgesang beinahe immer ein Mittelspiel eintreten ließen, vermieden sie jetzt ein solches, indem der Nachsänger stets so lange wartete, bis der Vorsänger sein Nachspiel vollendet hatte. Dabei ließen alle drei Männchen bei ihren Perioden die beiden Abschnitte sehr scharf hervortreten. Das Vorspiel bestand aus einer Reihe von schnell aufeinanderfolgenden Zirplauten, das langsamere Nachspiel hingegen aus einzelnen kleinen, ungleichen Gruppen von Zirplauten, die sie in verschiedener Reihenfolge aufeinander folgen ließen. Man empfing manchmal geradezu den Eindruck eines förmlichen Wettgesanges und es schien fast, als ob ein Tier das andere in der Ausgestaltung des Nachspieles zu übertreffen suchte. Dabei tat sich nun das Männchen *B* ganz besonders hervor, während das Männchen *A* wieder beim Alternieren die Führung hatte. Das Männchen *C* aber hielt sich sowohl während des Wechselgesanges als auch beim späteren Alternieren mehr im Hintergrunde.

Die eigentlichen Versuche konnten erst beginnen, als die Männchen in längeren Perioden zu alternieren begannen.

Die Versuchsanordnung blieb die gleiche wie vorher. Das Männchen *A*, das schon zu Beginn des Alternierens als Vorsänger hervorgetreten war, behielt seine Rolle bei. Von den beiden anderen funktionierte bald das eine, bald das andere als Nachsänger.

Bei allen diesen Versuchen wurde beim Hervorbringen des Versuchstones anfangs nur mein Monochord benützt. Als sich aber die Versuche immer weiter und weiter in die Länge zogen und dabei nicht der geringste Erfolg sich zeigen wollte, griff ich zur Galtonpfeife. Nach einiger Zeit versuchte ich es wieder mit dem Monochord, dann wieder mit der Galtonpfeife und so fort.

Da trotz all diesen Bemühungen der Versuch nicht gelingen wollte, begann meine Zuversicht zu schwinden und ich experimentierte bereits seltener. Da kam der 31. August 1925 heran. Es war gegen 11 Uhr nachts.

Ich hatte an diesem Abend den Versuch, bei welchem die klingende Saite meines Monochords als künstliche Tonquelle benützt worden war, bereits einige Male wiederholt, doch war er jedesmal wie bisher mißlungen. Da der Nachsänger öfter nicht einstimmte, war gerade eine längere Pause eingetreten. Sonst

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

alternierten die beiden Versuchstiere an diesem Abend ganz besonders lebhaft.

Als nun die beiden Männchen wieder zu alternieren begannen und sich das Alternieren nach und nach immer lebhafter gestaltete, der Vorsänger seinen Partner, sobald dieser seine Periode frühzeitig beendete, immer wieder zum weiteren Alternieren aufforderte[1] und eine alternierende Periode sich über alle Maßen herrlich entwickelte, ließ ich neuerdings die Saite meines Apparates zugleich mit den Zirplauten des Nachsängers erklingen. Ich näherte mich nun dem Nachsänger. Als ich in seine Nähe gelangte, gerieten meine Saitenschläge und seine Zirplaute durcheinander. In diesem Augenblick aber glaubte ich zu hören, der Vorsänger entscheide sich für meinen Saitenklang. Der Nachsänger verstummte und — welche Überraschung! — der Vorsänger alternierte mit mir weiter fort. In meiner Erregung konnte ich das Tempo nicht streng genug einhalten und die einzigartige alternierende Periode begann sich bereits bedenklich zu lockern. Da griff mein Partner ein. Er fing etwas rascher zu zirpen an, führte mit einem Male an einer Stelle den Einklang herbei und im nächsten Augenblick war das Alternieren wieder hergestellt. Das Zusammenspiel ging nun in zusammenstimmendem Rhythmus weiter, bis ich ein zweites Mal aus dem Takte kam. Wieder verbesserte das Männchen die Folgen meiner Unachtsamkeit. Und so noch ein drittes Mal. Bald nachher war dieses denkwürdige akustische Spiel zwischen einem Menschen und einem Insekte zu Ende.

Das Gelingen dieses Versuches war völlig überraschend gekommen, denn es waren vorher keine Anzeichen hiefür vorhanden gewesen. Ich erwartete nämlich, das Tier werde, noch etwas mißtrauisch, zunächst nur ganz kurz und erst nach und nach immer länger alternieren. Nun aber alternierte der Vorsänger gleich beim ersten Gelingen des Versuches mit dem Saitenklang, soweit ich beiläufig beurteilen konnte, gegen zweihundertmal.

Ich wiederholte den Versuch noch dreimal in dieser Nacht und er gelang stets in ähnlicher Weise wie vorher. Nun konnte ich das Hörvermögen meines Versuchstieres weiter prüfen.[2]

III. Das Alternieren mit Tönen und Geräuschen von verschiedener Klangfarbe.

Als ich am nächsten Abend meine Untersuchungen fortsetzen wollte, mußte ich feststellen, daß meine Annahme, das Versuchstier

---

[1] A. a. O. (siehe p. 329, Anm. 1) p. 866, Periode XVII und XVIII.

[2] Die in diesem Abschnitt vorgeführten Untersuchungen schildern den langen, mühevollen Weg, den ich gegangen bin, um ein Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. zum Alternieren mit einem künstlich erzeugten Ton zu bringen. Nachdem nun diese Möglichkeit feststeht, dürfte es wohl gelingen, diesen Weg abzukürzen und zu erleichtern.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

werde von nun an mit dem Versuchston, mit dem es in der verflossenen Nacht so wunderbar alterniert hatte, ohne weiteres wieder alternieren, nicht zutreffend war. Das Tier wollte nämlich anfangs vom Saitenklang meines Monochords nichts wissen. Da es mir aber seine Fähigkeiten bereits verraten hatte, ließ ich nicht locker. Nach einigen Wiederholungen des Versuches nahm es auch den vom künstlichen Zirpapparat erzeugten Ton wieder in sein Alternationsspiel auf.

Hiezu möchte ich bemerken, daß auch in der folgenden Zeit täglich zu Beginn der Versuche eine solche Vorübung notwendig war. Je intensiver ich mich aber mit meinem Versuchstier befaßte, je öfter es den Versuchston zu hören bekam, desto früher alternierte es mit diesem.

Nach einiger Zeit brauchte ich, wenn die Versuche an einem Abend ununterbrochen fortgesetzt wurden, auf den Nachsänger gar keine Rücksicht mehr zu nehmen. Sobald der Vorsänger seine Periode begonnen hatte, stimmte ich während seines Vorspieles mit dem Versuchston ein und das Alternieren zwischen dem Vorsänger und dem Versuchston entspann sich sofort ohne Vermittlung des Nachsängers. Dabei wurde, zum Unterschied von den vorher beschriebenen Versuchen, der vom Experimentierenden einmal eingenommene Standort während der ganzen Versuchsdauer beibehalten, falls der Gang des Versuches es nicht anders erforderte.

Nachdem sich also mein Vorsänger am zweiten Abend entschlossen hatte, mit dem Saitenklang meines Tonapparates von neuem zu alternieren, wollte ich erfahren, wie sich das Tier gegenüber Tönen anderer Klangfarbe verhalten werde.

Zuerst versuchte ich es mit der Galtonpfeife. Ich stimmte sie auf g_5 und wiederholte den Versuch. Er gelang diesmal gegen alle Erwartung sofort. Das Tier alternierte jetzt über hundertmal mit demselben Ton, mit dem es früher nie zum Alternieren zu bringen war.

Nun suchte ich jene Glocke hervor, mit der im Jahre 1913 keines von meinen Versuchstieren alternieren wollte. Der Grundton dieser Glocke war es_3. Ich schlug sie mit einem Metallstäbchen an und der Vorsänger alternierte mit den Klängen der Glocke ohne weiteres gegen hundertmal.

Ebenso alternierte das Tier mit dem Ton a_1 einer Stimmgabel, wobei ich mich zum Anschlagen eines Metallschlägels bediente.

Etwas schwieriger alternierte das Versuchstier mit der Stimmpfeife a_1. Dieser Versuch gelang erst nach längerer Zeit und die Pfeife mußte ziemlich stark angeblasen werden.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nun interessierte es mich zu erfahren, ob sich etwa das Männchen *A* schließlich noch dahinbringen ließe, mit irgend einem Geräusch zu alternieren.

Ich erzeugte in der Nähe meines Versuchstieres ein kratzendes Geräusch, indem ich mit einem scharfen Stahlstifte über eine Feile strich. Das Streichen geschah anfangs langsam, dann immer schneller und schneller. Das Tier schien zunächst diese Geräusche gar nicht zu beachten. Nach einiger Zeit aber, als der Stift schon ziemlich schnell über die Feile glitt, bemerkte ich, daß das Tier die Elytren in die Höhe hob. Es begann aber erst zu zirpen, als ich die Geschwindigkeit des Stiftes noch ein wenig steigerte. Hielt ich nun beim Streichen ein gleichmäßiges Tempo ein, so paßte sich das Tier alsbald diesem an und begann mit dem von mir hervorgebrachten Geräusch zu alternieren. Wenn ich aber mit der Geschwindigkeit des streichenden Stiftes etwas nachließ, setzte es sofort aus, um abermals einzustimmen, sobald ich die frühere Geschwindigkeit wieder erreichte.

Ich veränderte nun die Klangfarbe dieses Geräusches, indem ich die Feile an den Resonanzkörper einer Zither fest anlegte und dann den Versuch wiederholte. Das Tier alternierte wie vorher.

IV. Das Alternieren mit mehreren Tönen, Konsonanzen und Dissonanzen.

Bei den bisherigen Versuchen alternierte das Männchen *A* stets nur mit einem einzigen Ton. Nun wollte ich untersuchen, ob es auch mit mehreren Tönen alternieren würde.

Ich benützte bei diesen Versuchen zwei Galtonpfeifen und zwei kleine Zungenpfeifen, von denen eine auf drei verschiedene Töne abgestimmt werden konnte. Sie wurden mit einem Windkasten in Verbindung gebracht und konnten sowohl einzeln als auch gleichzeitig in verschiedenen Kombinationen angeblasen werden.

Die Versuche ergaben folgendes:

1. Begann das Versuchstier einmal mit dem Ton g_5 zu alternieren, so setzte es das Alternieren ohne die geringste Störung auch dann weiter fort, wenn statt dieses Tones ein etwas höherer oder ein etwas tieferer Ton erschallte. Das Tier alternierte dann abwechselnd bald mit dem einen, bald mit dem anderen Ton.

2. Erschallten die verschieden hohen Versuchstöne gleichzeitig, so alternierte das Tier ebenfalls ungestört weiter, einerlei, ob der gleichzeitige Zusammenklang dem menschlichen Ohr als Wohlklang oder als Mißklang erschien.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

V. Zirpgeräusche fremder Spezies beeinflussen die Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ und umgekehrt.

Bei diesen Versuchen verwendete ich als Versuchsschall die Stridulationsgeräusche von *Thamnotrizon cinereus* L. ♂ (= *Pholidoptera griseoaptera* de Geer ♂) und *Ephippigera vitium* Serv. ♂ (= *Ephippiger ephippiger* Fieb. ♂).

Hinsichtlich der Stridulation der genannten Spezies möchte ich hier nur folgendes bemerken:[1]

Bei ihrem Einzelgesang bringen die Männchen von *Thamnotrizon cinereus* und *Ephippigera vitium* sowohl einzelne Zirplaute als auch Perioden von 2, 3, 4, seltener 5 Zirplauten hervor. Jedem einzeln hervorgebrachten Zirplaut sowie jeder einzelnen Periode folgt eine kurze Pause, die aber nicht streng eingehalten wird.

Bei ihrem Alternationsgesang alternieren sie bald mit einzelnen Zirplauten, bald mit einzelnen Perioden, wobei aber an Stelle einer bestimmten Periode auch eine andere, oder auch ein einzelner Zirplaut treten kann. Da überdies auch die Pausen nicht genau eingehalten werden, vollzieht sich das Alternieren viel langsamer und niemals mit jener Präzision wie bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂

Ein Wechselgesang wurde bei diesen Spezies bisher nicht beobachtet.

Gegenseitige Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ und *Thamnotrizon cinereus* L. ♂.

Als das Männchen *A* von *Thamnotrizon apterus*, das bei den eben beschriebenen Versuchen als Versuchstier verwendet wurde, eines Abends wieder mit verschiedenen Tönen alterniert hatte und noch immer äußerst zirplustig war, brachte ich es in die Nähe von vier alternierenden Männchen von *Thamnotrizon cinereus* und beobachtete nun folgendes:

Sobald *A* seine Zirplaute erschallen ließ, verstummten die alternierenden Männchen und setzten ihr Gezirpe erst wieder fort, als das Männchen *A* seine Periode beendet hatte. Dieses schien sich vorläufig um die schwachen Zirplaute seiner Nachbarn nicht zu kümmern. Als aber nach einiger Zeit während der Periode von *A* ein Männchen von *Thamnotrizon cinereus* seinen »Warnungsruf«[2] erschallen ließ, unterbrach das Männchen *A* seine Periode augenblicklich. Es beließ seine Elytren in der beim Zirpen eingenommenen Haltung und wartete, bis der »Warnungsruf« verklungen war; dann erst setzte es seine Periode bis zum Ende weiter fort.

---

[1] Über die Stridulation von *Thamnotrizon cinereus* L. ♂ und *Ephippigera vitium* Serv. ♂ und ihre Bedeutung für die Untersuchungen über den Gehörsinn der zirpenden Locustiden werde ich bei einer anderen Gelegenheit ausführlich berichten.

[2] Wird auf die gleiche Weise hervorgebracht wie bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nach längerer Zeit gewöhnten sich nach und nach die vier Männchen von *Thamnotrizon cinereus* an die Zirplaute ihres Nachbars und alternierten auch während seines Gesanges miteinander weiter. Als nun das Männchen *A* in seiner Nähe die fremden Zirplaute immer wieder vernehmen konnte, änderte es sein Verhalten. Es ließ seine Zirplaute in rascher Aufeinanderfolge erschallen, ganz in der Weise wie beim Vorspiel einer alternierenden Periode seiner Spezies. Es stellte auch hie und da den Einklang mit einem Zirplaut eines der vier fremden Männchen her. In solchen Fällen setzte es dann stets mit seinem nächsten Zirplaut aus, genau so wie es das Alternationsspiel mit seinen Artgenossen einzuleiten pflegte. Dieses auffallende Verhalten des Männchens *A* konnte ich stundenlang beobachten. Das unregelmäßige Alternieren der Männchen von *Thamnotrizon cinereus* verhinderte jedoch jeden Erfolg.

Gegenseitige Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ und *Ephippigera vitium* Serv. ♂

In einem Terrarium, das durch ein Drahtnetz in zwei Räume geschieden war, hielt ich längere Zeit hindurch je ein Männchen von *Thamnotrizon apterus* und *Ephippigera vitium*. Hiebei konnte ich folgendes feststellen:

Wenn am Abend das Männchen von *Ephippigera vitium* seine kurzen Perioden hervorbrachte und während seines Gesanges sein Nachbar zu zirpen begann, verstummte es jedesmal, sobald die Periode des Nachbars erschallte und hielt so lange inne, bis sie zu Ende war. Dann setzte es seinen Gesang wieder fort.

Ich stellte nun etwa 2 *m* von den beiden Männchen entfernt ein zweites Männchen von *Thamnotrizon apterus* auf. Jetzt gestaltete sich das Gezirpe wie folgt:

Zirpte das entfernte Männchen von *Thamnotrizon apterus*, so wurde dessen Gesang von *Ephippigera vitium* ♂ nicht berücksichtigt. Zirpte hingegen der Nachbar, so setzte *Ephippigera vitium* ♂ jedesmal aus.

Nach einiger Zeit begannen die beiden Männchen von *Thamnotrizon apterus* zu alternieren, wobei der Nachbar von *Ephippigera vitium* ♂ als Vorsänger funktionierte. Auch jetzt wurde der Gesang des Männchens von *Ephippigera vitium* nur von der Periode seines Nachbars beeinflußt. Dabei aber geschah folgendes:

Die Pausen, die der Vorsänger den alternierenden Perioden folgen ließ, waren längere Zeit hindurch beinahe von konstanter Dauer. Nun füllte das Männchen von *Ephippigera vitium* diese Pausen mit seinem Gesange nicht mehr vollständig aus, sondern es verstummte jedesmal schon etwas früher, bevor die Zirplaute seines Nachbars wieder erschallten. Als sich jedoch einmal eine

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

solche Pause übermäßig in die Länge zog, setzte das Männchen von *Ephippigera vitium* nur zögernd mit seinem Gezirpe wieder ein, gleichsam in der ungewissen Erwartung, ob die störenden fremden Zirplaute im nächsten Augenblick nicht doch wieder ertönen würden. Das Männchen von *Ephippigera vitium* war also anscheinend imstande, die Länge der von seinem Nachbar gewöhnlich eingehaltenen Pausen sehr genau festzuhalten.

Während bei diesen Versuchen der Stridulationsschall von *Thamnotrizon apterus* ♂ das Gezirpe von *Ephippigera vitium* ♂ beeinflußte, konnte ich auch das Umgekehrte bewirken, indem ich zwischen zwei Männchen von *Thamnotrizon apterus* eine Schar zirpender Männchen von *Ephippigera vitium* aufstellte.

Eine schalldämpfende Vorrichtung ermöglichte es, den Stridulationsschall von *Ephippigera vitium* ♂ entweder frei ertönen zu lassen oder zum Verschwinden zu bringen.

Zunächst wurden die Zirplaute von *Ephippigera vitium* ♂ durch die Einschaltung der genannten Vorrichtung zum Verschwinden gebracht.

Sobald die beiden Männchen von *Thamnotrizon apterus* zu alternieren begannen und eine längere Periode anstimmten, wurde jene Vorrichtung ausgeschaltet und der Stridulationsschall von *Ephippigera vitium* ♂ freigegeben. In diesem Augenblick geriet das Alternationsspiel der beiden Männchen in Verwirrung. Sie zirpten zwar noch weiter, aber ihre Zirplaute erschallten regellos durcheinander.

Nun brachte ich die Zirplaute von *Ephippigera vitium* ♂ neuerlich zum Verschwinden. Die beiden Männchen von *Thamnotrizon apterus* alternierten sofort wieder.

VI. *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ alterniert mit S-Lauten des Menschen.

Da *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ bei der Stridulation durch so verschiedenartige Töne und Geräusche sich hatte beeinflussen lassen, wollte ich schließlich auch noch sein Verhalten gegenüber der menschlichen Stimme untersuchen.

Diese Versuche konnten aber erst im Jahre 1926 durchgeführt werden. Als Versuchstiere verwendete ich vier junge Imagines, die in der Zeit zwischen dem 18. und 20. Juli in der Umgebung von Kranj (Jugoslawien) gefangen worden waren.

Die Wahl des Versuchslautes betreffend möchte ich folgendes bemerken:

Meine früheren Untersuchungen hatten gezeigt, daß als Versuchslaut mit Aussicht auf Erfolg nur ein Laut mit hohen Obertönen in Betracht kommen könne. Da nun sehr hohe Töne der Galtonpfeife eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Konsonanten S

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

besitzen, und da meine Versuchstiere im Jahre 1925, wie nachher des weiteren gezeigt werden wird, mit solchen Tönen der Galtonpfeife bereits alterniert hatten, wählte ich den Laut S als Versuchslaut. Die S-Laute wurden stets ohne jedwede Zuhilfenahme eines Vokals, möglichst kurz, hart und scharf hervorgebracht.

Schon der erste Versuch zeigte, daß die Wahl des Lautes S eine glückliche war. Ich konnte nämlich mit Hilfe dieses Lautes das Alternieren meiner Versuchstiere sofort empfindlich stören. Der angestrebte eigentliche Versuch gelang mir aber erst am 14. August 1926. Ich beobachtete an diesem Tage kurz nach 6 Uhr morgens meine Männchen während ihres Stridulierens. Zwei von ihnen alternierten miteinander sehr lebhaft, brachten aber dabei nur kurze Perioden hervor. Die beiden anderen verhielten sich zumeist still. Wie an den vorhergehenden Tagen, waren auch diesmal meine Bemühungen zunächst erfolglos. Als aber einmal der Nachsänger in das Vorspiel des äußerst zirplustigen Vorsängers nicht einstimmte, ließ ich wieder meine S-Laute erschallen. Diesmal ging der Vorsänger auf das Alternieren mit mir ein.

Dieser Vorsänger war zwar etwas leichter zum Alternieren zu bringen als das Versuchstier *A*, welches ein Jahr vorher zum erstenmal mit einem künstlich erzeugten Ton alterniert hatte, dafür aber gelang dieser Versuch weniger vollkommen. Der Vorsänger alternierte nämlich mit den S-Lauten nur kurze Zeit hindurch und die alternierenden Perioden umfaßten nur etwa acht Zirplaute. Mit Rücksicht auf die große Bedeutung dieses Versuches für die weitere Erforschung des Hörvermögens von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ durfte ich jedoch dieses Ergebnis nicht als ausreichend ansehen. Ich setzte daher den Versuch weiter fort, um wenn möglich ein in jeder Hinsicht zufriedenstellendes Resultat zu erzielen. Dabei schlug ich folgenden Weg ein.

Das Versuchstier, das mit meinen S-Lauten bereits kurze Zeit alterniert hatte, wurde während der ganzen Dauer der weiteren Versuche von seinen drei Genossen so weit entfernt gehalten, daß es deren Zirplaute zwar noch vernehmen, aber niemals mit ihnen alternieren konnte. War es alternationslustig, so konnte es demnach mangels jedweder anderer Gelegenheit nur mit meinen S-Lauten alternieren.

Sobald nun die drei im Vorzimmer untergebrachten Männchen ihre Perioden anstimmten, begann in der Regel auch mein von ihnen getrenntes Versuchstier zu zirpen. Entwickelte sich nun unter den drei entfernten Männchen ein lebhaftes Alternationsspiel, so gab ich meinem Versuchstier sofort Gelegenheit, mit meinen S-Lauten zu alternieren. Doch konnte ich nie einen größeren Erfolg erzielen als beim ersten gelungenen Versuche, ja mitunter nicht einmal einen solchen. Da mir jedoch vom vorigen Jahre her das Verhalten meiner damaligen Versuchstiere noch sattsam in Erinnerung war, setzte ich meine Bemühungen trotz der anfänglichen Mißerfolge Tag für Tag fort. So hatte ich auch am 24. August

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

um 9 Uhr abends wieder zu experimentieren begonnen. Schon war es 2 Uhr nachts geworden, ohne daß ich einen Erfolg erzielt hatte, und ich mußte infolge Ermüdung mit dem Hervorbringen der S-Laute aussetzen. Mein Versuchstier zirpte unterdessen weiter. Es brachte von Zeit zu Zeit, wenn das Gezirpe der drei entfernten Männchen stärker hörbar war, seine Perioden hervor, die ich aber wegen ihres normalen Verlaufes nicht weiter beachtete. Nach einiger Zeit erweckte jedoch sein Einzelgesang mein steigendes Interesse. Die einzelnen aufeinanderfolgenden Perioden wurden nämlich immer länger und erschienen schließlich beinahe wie endlose Reihen von Zirplauten. Ich begann nun die einzelnen Zirplaute einer solchen Periode zu zählen und stellte deren 363 fest; diese Periode war aber keineswegs die längste.

Dieses Verhalten des Versuchstieres machte auf mich geradezu den Eindruck, als ob es nach einem Partner verlangte. Als das Männchen nun wieder eine Periode anstimmte und diese kein Ende nehmen wollte, ließ ich von neuem meine S-Laute erschallen. Da begann das Versuchstier sofort mit mir zu alternieren. Diesmal ging aber das Alternationsspiel immer weiter und weiter, bis ich selbst, um Atem zu holen, das Alternieren unterbrechen mußte. Das Männchen zirpte unterdessen weiter fort, jedoch nicht mehr in dem vorhergegangenen Alternationstempo, sondern etwas rascher. Sobald ich aber meine S-Laute wieder erschallen ließ, stimmte es sofort ein und alternierte mit mir unausgesetzt weiter, bis ich gezwungen war, das Alternationsspiel aus dem gleichen Grunde wie vorher wieder abzubrechen. Erst jetzt beendete das Männchen nach einem längeren Nachspiel die Periode.

Mein erstes Bestreben war es nun, die Perioden auf ein für mich erträgliches Maß abzukürzen. Ich brachte von nun an die S-Laute während einer Periode nur so lange hervor, als mein Atem reichte; dann wurde ich still. Das Männchen zirpte anfangs noch einige Zeit hindurch allein weiter fort, indem es die Zirplaute rasch aufeinanderfolgen ließ. Schon nach einigen wenigen Perioden aber paßte es sich meinem Verhalten derart an, daß es die Periode nach meinem letzten S-Laut sofort beendete. Nach einiger Zeit überließ mir mein Männchen sogar die Rolle des Vorsängers, indem es jetzt nicht mehr wie früher die Periode zuerst anstimmte, sondern immer, wenn ich die Pausen nicht absichtlich übermäßig verlängerte, meine S-Laute abwartete. Während der Pause hielt es seine Elytren erhoben und seinen Stridulationsapparat derart in Bereitschaft, daß es schon bei einer minimalen Bewegung der Schrillader und Schrillkante sofort einen Zirplaut erzeugen und so bereits meinen ersten S-Laut augenblicklich beantworten konnte. Es entwickelte sich auf diese Weise zwischen mir und meinem Versuchstier eine Alternationsperiode ohne Vor- und ohne Nachspiel. Während des Alternierens konnte ich meinen Standort verlassen und mich von meinem Partner nach

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und nach bis zu einer Entfernung von etwa 2 *m* wegbegeben, ohne daß er zu alternieren aufgehört hätte.

Nachdem sich das Versuchstier, wie die angeführten Versuche zeigen, an meine S-Laute vollkommen gewöhnt hatte, wollte ich feststellen, ob eine Änderung des Versuchslautes das Verhalten meines Männchens irgendwie beeinflussen würde.

Als nun während der nächsten Periode das Alternationsspiel im schönsten Gange war, ließ ich, das Tempo strenge einhaltend, aus einer Entfernung von etwa 0·5 *m* in der Reihe der gewohnten »S« plötzlich ein einziges Mal ein »Sik« erschallen. Dabei wurde das S des »Sik« ebenso hart und scharf hervorgebracht wie vorher. Die Wirkung war auffallend. Beim Erschallen des neuen Lautes stutzte das Männchen und seine Elytren erstarrten in Zirpstellung. Unterdessen ertönten die dem Tier wohlbekannten S-Laute weiter. Doch nur zögernd setzte sich der Tonapparat wieder in Bewegung.

Im Verlaufe der nächsten Periode wiederholte ich den Versuch. Diesmal war die Wirkung des unbekannten Lautes eine noch nachhaltigere als das erstemal. Das Versuchstier begann erst nach längerer Zeit wieder zu alternieren.

Da ich das Tier auch noch weiterhin zirplustig erhalten wollte, unterließ ich eine neuerliche Wiederholung. Ich wollte nämlich noch feststellen, wie sich das Tier wohl verhalten würde, wenn ich plötzlich verstummte und längere Zeit schwiege. Ich hatte dabei jenen Einzelgesang meines Männchens im Sinne, dessen auffallend lange Perioden die Versuche in dieser Nacht so erfolgreich eingeleitet hatten. Ließen sich gegebenenfalls solche Perioden experimentell hervorrufen? War meine frühere Deutung richtig gewesen, dann war, falls das Versuchstier zirplustig blieb, eine positive Beantwortung dieser Frage zu erwarten. Der Verlauf des Versuches bestätigte diese Annahme.

Als nämlich das Männchen meine S-Laute, mit denen es soeben noch alterniert hatte, nicht mehr zu Gehör bekam, brachte es, anscheinend die bekannten Laute erwartend, nach längeren Pausen noch einige Perioden hervor; dann verstummte es gänzlich. Es schien, als habe es das Sicherheitsgefühl, das es beim Alternieren mit diesen Lauten besessen hatte, nunmehr verloren. Doch die Zirplaute der im Vorzimmer zurückgebliebenen Männchen, die in dem Experimentierzimmer vernehmbar waren, veranlaßten nach einiger Zeit offensichtlich mein Versuchstier, wieder zu zirpen. Es reihte zunächst nur einige, dann immer mehr und schließlich wieder hunderte von Zirplauten zu einer Periode aneinander, wie am Beginne dieser Versuchsreihe.

Nun brachte ich von neuem meine S-Laute hervor. Das Tier reagierte wieder sofort, aber auffallenderweise anders als bei den früheren Versuchen. Es alternierte nicht mehr, sondern stimmte einen Wechselgesang an, der sich folgendermaßen gestaltete.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nach einem kurzen, aus S-Lauten bestehenden Vorspiel — das Männchen überließ mir auch weiterhin die Rolle des Vorsängers — stimmte mein Partner ein. In dem sich nun entwickelnden Mittelspiel erschallten die S-Laute und die Zirplaute zunächst regellos durcheinander. Aber schon nach kurzer Zeit erklangen beide Laute unisono, da das Männchen, vorausgesetzt, daß ich das Tempo genau einhielt, rasch den Einklang herbeiführte. Da jedoch mein Partner jetzt nicht mehr zum Alternieren übergehen wollte, blieb das Mittelspiel im großen ganzen ein Unisonospiel. Erst gegen das Ende der Periode ließ das Versuchstier eine Art kurzes Alternationsspiel eintreten, bei dem es aber nicht wie beim regelrechten Alternieren mit jedem zweiten, sondern nur mit jedem dritten oder vierten Zirplaut aussetzte.

Da nun mein Partner offensichtlich keine Lust mehr hatte, ein geregeltes Alternieren herbeizuführen, versuchte ich ihn dazu zu veranlassen, indem ich mit jedem zweiten S-Laut aussetzte. Doch auch darauf ging das Versuchstier nicht ein, sondern hielt unentwegt an seiner neuen Stridulationsform fest.

Nun interessierte mich die Stridulation der Männchen im Vorzimmer. Gegen alle Erwartung beobachteten auch sie die gleiche Stridulationsform wie mein Partner.

Ich ging nun der Sache weiter nach. Doch ließ sich vorläufig noch kein gesichertes Resultat erzielen.

Ich möchte noch bemerken, daß ich bisher drei von meinen vier Männchen, wenn auch nicht alle mit dem gleichen Erfolg, zum Alternieren mit S-Lauten bringen konnte.

Es lag in meinem ursprünglichen Plane, bereits im vorigen Jahre Untersuchungen über das Verhalten von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ gegenüber der menschlichen Stimme anzustellen. Dies war aber damals nicht mehr möglich, da die anderen Versuche die ganze verfügbare Zeit voll in Anspruch genommen hatten. Ich mußte daher notgedrungen die Ausführung meines Vorhabens auf das heurige Jahr verschieben. Infolge günstiger Umstände und dank dem besonderen Entgegenkommen der Akademie der Wissenschaften war es mir möglich, diese im vorangehenden mitgeteilten Versuche des Jahres 1926 noch in die vorliegende Mitteilung, wohin sie inhaltlich gehören, als Ergänzung aufzunehmen.

Ich fahre nun in der Darstellung meiner Untersuchungen des Jahres 1925 fort.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Methoden zur Bestimmung der Hörgrenzen bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂

Mit Rücksicht auf das Verhalten meines Versuchstieres, des Männchens *A*, das mit so verschiedenartigen Tönen und Geräuschen alterniert hatte, war es nun möglich, an die Bestimmung des Umfanges des akustischen Reizgebietes bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ zu schreiten.

Zur Erzeugung der Töne verwendete ich die Galtonpfeife, verschiedene Lippen- und Zungenpfeifen, eine Stimmgabel und eine Saite.[1]

Als Versuchstier diente in der ersten Zeit nur das Männchen *A*, da zu jener Zeit nur dieses mit künstlich erzeugten Tönen alternierte. Später kam noch das Männchen *B* hinzu.

Da ich mir bei diesen Untersuchungen die volle Gewißheit verschaffen mußte, daß der jeweilig künstlich erzeugte Ton vom Versuchstier während des Alternierens ununterbrochen aufs schärfste verfolgt wird, durfte mir ein kurzes, gleichmäßiges Alternieren nicht genügen. Ich stellte daher an das Versuchstier höhere Anforderungen. Es mußte mit dem Versuchston in zusammenhängenden Perioden längere Zeit alternieren, namentlich aber geneigt sein, den dargebotenen akustischen Reiz auch dann aufs präziseste zu beantworten, wenn der Experimentierende das Tempo während des Alternierens variierte.

Täglich, bevor die eigentlichen Versuche beginnen konnten, wurde

1. der erste Anlauf zum Alternieren abgewartet,

2. das Versuchstier zum Alternieren mit dem Versuchston gebracht und

3. das Alternieren mit dem Ton der Pfeife so lange fortgesetzt, bis die alternierenden Perioden den entsprechenden Umfang erhielten und in der geforderten Weise hervorgebracht wurden.

War das Verhalten des Versuchstieres ungünstig, dann mußten an dem betreffenden Tage die Versuche entfallen.

I. Bestimmung der oberen Hörgrenze.

Versuchstier *A*.

Der erste Ton, mit dem das Männchen zu alternieren hatte, war g_5. Spielte sich das Alternieren mit diesem Ton glatt ab, dann

[1] Die Wiener Harmoniumfabrik T. Kotykiewicz stellte mir für diese Untersuchungen ihr ganzes reichhaltiges Inventar von Lippen- und Zungenpfeifen in dankenswerter Weise bereitwilligst zur Verfügung.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stimmte ich die Pfeife auf a_5 und wiederholte den Versuch. So ging ich von Stufe zu Stufe weiter.

Das allmähliche Ansteigen von Ton zu Ton war notwendig, da ich außer der Hörgrenze auch die Kontinuität der akustisch wirksamen Tonreihe feststellen wollte.

Wurde die Untersuchung wegen Nachlassens des Versuchstieres unterbrochen und an einem anderen Tage fortgesetzt, so begann ich wieder mit g_5, um das Tier in ständiger Übung der ganzen bis dahin durchgearbeiteten Tonreihe so lange zu erhalten, bis ich das Ziel erreicht haben würde.

So kam ich immer höher und höher und gelangte schließlich zum Ton e_7. Das Männchen alternierte zwar noch hie und da mit diesem Ton, aber so kurz, daß ich keine Änderung des Tempos mehr herbeiführen und somit auch keine sichere Entscheidung treffen konnte. Ich befand mich offenbar bereits in der Nähe der oberen Hörgrenze und mußte nun trachten, diese möglichst scharf zu bestimmen.

Ich nahm zu diesem Zwecke eine zweite Galtonpfeife zu Hilfe, die ich auf d_7 stimmte. Der von dieser Pfeife (Grundpfeife, Erzeugungsnummer 1491) festgehaltene Ton, mit dem das Tier noch sicher alternierte, bildete gleichsam den festen Grund, auf den ich mich stützte und von dem aus ich weiter in die Höhe steigen wollte. Mit der anderen Pfeife (Grenzpfeife, Erzeugungsnummer 2338) suchte ich die Grenze zu erreichen.

Die beiden Pfeifen wurden auf einem Ständer befestigt, so daß ich die eine mit der rechten, die andere mit der linken Hand betätigen konnte.

Ich stimmte nun die Grenzpfeife auf e_7. Es wurde zunächst nur die Grundpfeife angeblasen. Während das Tier mit ihrem Ton d_7 alternierte, begann ich die Grenzpfeife gleichzeitig mit der Grundpfeife zu betätigen. Nun verstummte die Grundpfeife und das Tier alternierte mit dem Ton der Grenzpfeife weiter. Wie es aber unsicher zu werden begann, ließ ich sofort wieder die Grundpfeife ertönen u.s.f. So wurde das Tier nach und nach dahin gebracht, daß es mit der Grenzpfeife etwas länger alternierte. Jetzt war es mir möglich, das Tempo merklich zu beschleunigen, beziehungsweise zu verzögern. Da das Tier den Änderungen des Tempos folgte, konnte ich um eine Stufe höher steigen und stimmte nun die Grenzpfeife auf f_7. Ich wiederholte nunmehr den Versuch und fand, daß das Tier auch noch mit diesem Ton sowohl im beschleunigten, als auch im verzögerten Tempo alternieren konnte. Schließlich erreichte ich den Ton g_7.

Das Tier alternierte mit der Grundpfeife. Gleichzeitig mit dieser betätigte ich die Grenzpfeife. Als aber die Grundpfeife verstummte,

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Als die einzelnen Töne der Pfeife endlich ganz langsam aufeinanderfolgten, verstummte das Tier.

Diese unerwartete Geschicklichkeit meines neuen Versuchstieres veranlaßte mich noch zu einigen Versuchen, bevor ich die Pfeife auf höhere Töne stimmte. Ich wollte nämlich noch erfahren, wie sich das Tier bei plötzlichem Tempowechsel und wie bei plötzlichem Unterbrechen der Periode verhalten werde.

Diese Versuche ergaben folgendes:

1. Bei plötzlichem, unvermutetem Tempowechsel verlor das Tier, wie zu erwarten war, den Versuchston. Es fand ihn aber bald wieder. Es begann nämlich immer rascher, beziehungsweise immer langsamer zu zirpen, bis es das neue Tempo des Experimentierenden erreicht hatte. Dann stellte es den Einklang her und im nächsten Augenblick alternierte es mit dem Versuchston weiter fort, vorausgesetzt, daß das Ritardando nicht ein gewisses Maß überstieg.

2. Wurde vom Experimentierenden die Periode plötzlich abgebrochen und nach kurzer Zeit wieder fortgesetzt, so hörte das Tier nicht zu zirpen auf, sondern es setzte sein Gezirpe fort, indem es, gleichsam den abgerissenen Faden suchend, seine Zirplaute rasch aufeinanderfolgen ließ. Sobald aber die Galtonpfeife wieder ertönte, stellte das Tier in der bekannten Weise das Alternieren wieder her.

Nun wollte ich endlich an die Bestimmung der Hörgrenze schreiten und stimmte die Pfeife auf den nächsthöheren Ton. Doch da versagte mein Versuchstier.

Als ich diese Versuche am nächsten Tage fortsetzte, konnte ich mein Ziel wegen des ungünstigen Verhaltens des Versuchstieres wieder nicht erreichen. Es trat aber dabei ein anderes Ereignis ein.

Das Männchen *C* gab als das letzte unter den drei ausgewählten Männchen sein indifferentes Verhalten gegen den Ton der Galtonpfeife auf, indem es endlich mit ihm zu alternieren begann. Dieses Alternationsspiel war jedoch nur kurz. Das Männchen *C* verhielt sich auch späterhin dem Versuchston gegenüber viel zurückhaltender als seine beiden Genossen. Eine Ausnahme ließ es am 16. September eintreten, an welchem Tage alle drei Männchen mit der Galtonpfeife alternierten.

[a. a. O. (siehe p. 329, Anm. 1) p. 885], die auch bei diesen Untersuchungen wünschenswert gewesen wäre, erwies sich in der Nachkriegszeit für Dauerversuche als zu kostspielig. Gegenwärtig (Mai 1926) sind Vorbereitungen im Gange, die Registrierung unter Zuhilfenahme entsprechender Niederfrequenzverstärker usw. durchzuführen.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Um ein Bild des damaligen bedeutungsvollen Verhaltens meiner drei Versuchstiere zu geben, will ich den ganzen Verlauf dieses Versuches schildern. Er begann gegen 9 Uhr abends und dauerte bis tief in die Nacht hinein.

Versuchsanordnung. Das Männchen *A* und zu seinen beiden Seiten die Männchen *B* und *C* befanden sich in ihren Behältern im Experimentierzimmer. Die Behälter standen auf einer Unterlage von je 6 Watteblättern und jeder Behälter war mit einem Watteblatt vollständig verdeckt. Die Entfernung der einzelnen Terrarien voneinander betrug, von Mitte zu Mitte gemessen, 0·5 *m*. Etwa 1 *m* von den Versuchstieren entfernt befand sich der Sitz des Experimentierenden.

Zu Beginn des Versuches war das Männchen *A* der Vorsänger, die Männchen *B* und *C* seine Nachsänger, wobei bald das eine, bald das andere in die Periode von *A* einstimmte. Es hatte also zunächst den Anschein, das Männchen *A* werde bei diesem Versuch als das eigentliche Versuchstier verwendet werden. Doch war zu dieser Zeit das Verhalten meiner drei Männchen ziemlich unverläßlich und ich wußte daher nicht, welches ich schließlich zum Alternieren mit meiner Pfeife bringen werde.

Die einzelnen Phasen dieses Versuches verliefen nun wie folgt:

Der Vorsänger *A* ließ nach jeder Periode lange Pausen eintreten und das Alternationsspiel war jedesmal nur von kurzer Dauer. Ich ließ zwar einige Male meine Pfeife ertönen und wollte das Alternieren mit dem Versuchstier — ich begann wieder mit g_5 — einleiten, doch konnte ich keinen Erfolg erzielen. Die Pausen wurden immer länger und schließlich verstummten die Männchen ganz.

Nach einiger Zeit begannen sie wieder zu zirpen und da übernahm das Männchen *C* die Führung. Sein Partner war *B*. Das Männchen *A* zirpte unterdessen nur selten. Das Alternationsspiel der beiden Männchen *C* und *B* entwickelte sich zufriedenstellend und ich trachtete nun das Alternieren mit dem Versuchston herbeizuführen. Dies gelang dank dem günstigen Verhalten von *C* nach kurzer Zeit. Ich konnte jedoch mit meiner Pfeife und dem Männchen *C* nur einige wenige alternierende Perioden abwickeln, als sich die Situation von neuem änderte.

Das Männchen *B*, das sich bis jetzt als Nachsänger beim Alternieren mit *C* beteiligt hatte, verließ nämlich inmitten einer Periode seinen Vorsänger. Es setzte wie am 13. September plötzlich mit einem Zirplaut aus, und als es wieder einstimmte, alternierte es nicht mehr mit dem Vorsänger, sondern mit der Pfeife. So ging das Spiel einige Zeit fort. Da entrollte sich wieder ein neues Bild.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das Männchen *A*, das sich seit einiger Zeit stumm verhalten hatte, stimmte jetzt nochmals ein. Und nun entwickelte sich ein höchst anziehendes Spiel:

Drei Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. alternierten mit dem Ton einer Galtonpfeife.

Das Männchen *C* verblieb in seiner Rolle und stimmte nach einer kurzen Pause als das erste seinen Gesang wieder an. Während dessen Vorspiels setzte *B* mit seinem Vorspiel ein, worauf sich das Alternationsspiel entspann. In dieses stimmte schließlich *A* ein, wobei sein Vorspiel nach kurzer Zeit in das Alternationsspiel seiner Genossen überging.

Es entwickelte sich auf diese Weise ein Alternationsspiel zwischen *C* auf der einen, *B* und *A* auf der anderen Seite. Da die Zirplaute von *B* und *A* aber gleichzeitig erschallten, hatte diese alternierende Periode die gleiche Form wie jene zweier Männchen.

Nun ertönte meine Pfeife.

Ich ließ dabei dem Vorsänger, dessen Zirplaute außerordentlich kräftig erschallten, den Vorrang und gesellte mich zu seinen Partnern.

Aber schon nach kurzer Zeit löste sich der Nachsänger *B* vom Vorsänger los — der Vorgang spielte sich in der gleichen Weise wie vorher ab — und begann mit dem Versuchston zu alternieren. Kurz darnach folgte der Nachsänger *A* seinem Beispiel. Sobald ich aber merkte, daß ich drei Partner habe, begann ich mit einem langen, kontinuierlichen Accelerandospiel.

Langsam steigernd ließ ich nun die Töne der Pfeife immer schneller aufeinanderfolgen. Meine unvergleichlichen Partner aber folgten mir Schritt für Schritt eifrig nach. Sie liefen mit ihren Zirplauten gleichsam um die Wette einem Tone nach, den noch niemals zuvor ein Vertreter ihres Stammes in seinen Gesang eingeflochten hatte. Immer schneller ertönte die Pfeife und im entsprechend beschleunigten Rhythmus erschallten die Zirplaute meiner Männchen.

Da bemerkte ich, daß eine mächtige Zirpstimme verstummte. Es war der Vorsänger, der zuerst das Spiel aufgab. Nach einiger Zeit blieb das Männchen *A* zurück und verstummte ebenfalls. Nun hatte ich nur noch einen einzigen Partner, das Männchen *B*. Da ich aber von früher her wußte, daß ich nicht in der Lage sei, die Töne so rasch hervorzubringen, daß das Männchen *B* ihnen nicht folgen könnte, und da ich überdies eine Pause herbeiführen wollte, hörte ich auf, die Pfeife zu betätigen.

Doch das Männchen *B* zirpte weiter. Als ich meine Pfeife nicht mehr hören ließ, begann es, mich zum weiteren Alternieren gleichsam auffordernd, einzelne Zirplaute schärfer und lauter als gewöhnlich

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hervorzubringen. Dann wieder erschallten seine Zirplaute immer langsamer, als ob es mir Gelegenheit geben wollte, leichter einzustimmen.

Die Deutung dieses Verhaltens, welches ich schon früher bei anderen Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. beobachtet hatte, dürfte zutreffend sein. Denn jedesmal, wenn ich in einem solchen Falle wieder einstimmte, alternierte das Männchen mit dem Ton der Pfeife sofort weiter. Die Perioden, die sich dann entwickelten, übertrafen alles bisher diesbezüglich Beobachtete. Zu wiederholten Malen geschah es, daß die beiden Männchen *C* und *A*, die auch später das Acceleranđospiel immer bald nacheinander aufgaben, in die von mir und dem Männchen *B* weiter fortgeführte Periode von neuem einstimmten und sodann wieder aufhörten, während wir unsere Periode noch immer weiter spannen.

Als die Männchen *A* und *C* während des beschleunigten Spieles zurückblieben, erschallten ihre starken, die zarte Stimme meines Partners beinahe ganz verdeckenden Zirplaute nicht mehr im richtigen Tempo, bevor sie ganz verstummten. Trotzdem war mein Partner auch in solchen, meinem Ohr schon sehr kritisch erscheinenden Momenten imstande, den Ton der Pfeife die ganze Zeit hindurch aufs schärfste zu verfolgen.

Dieses äußerst günstige Verhalten des Männchens *B* gab mir nun die Möglichkeit, den am 13. September unterbrochenen Versuch in einem Zuge zu Ende zu führen.

Ich stimmte die Grenzpfeife auf immer höhere Töne und gelangte bald zum Ton f_7, ohne die Grundpfeife auch nur ein einziges Mal zu Hilfe nehmen zu müssen. Das Tier alternierte mit jedem Versuchston auf das präziseste.

Nun ging ich weiter und kam zunächst zu g_7 und endlich zum Ton mit der Schwingungszahl 25.000, dem letzten Ton, der auf der Eichungstabelle Nr. 2338 noch verzeichnet ist. Mein Ohr war selbst aus nächster Nähe nicht mehr imstande, diese beiden Töne wahrzunehmen. Ich betätigte aber das Gummiballgebläse weiter und auch mein Partner setzte sein Zirpen im gleichen Tempo fort, indem er augenscheinlich mit diesen beiden für mich unhörbaren Tönen nacheinander alternierte.

Um das Verhalten meines Versuchstieres weiter zu prüfen, verkürzte ich probeweise die Länge und die Maulweite der Pfeife noch mehr, so daß ich im Verhältnis zur Verkürzung etwa nach a_7 gelangte. Auch jetzt alternierte das Tier wie vorher. Endlich verkürzte ich die Pfeife soweit, als es überhaupt noch möglich war. Jetzt konnte das Tier zu keinem Alternieren mehr gebracht werden.

Ich stellte nun die Pfeife wieder beiläufig auf a_7 ein und machte folgende Versuche:

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Sobald das Tier mit diesem Ton, den ich in der Nähe seines bekanntlich mit einem Watteblatt ganz verdeckten Terrariums hervorbrachte, zu alternieren begann, bewegte ich mich, während ich die Pfeife die ganze Zeit hindurch in regelmäßigen Intervallen weiter betätigte, zunächst vom Terrarium langsam fort und dann, als das Tier zu alternieren aufgehört hatte, wieder langsam zum Terrarium zurück. Der Versuch wurde öfter wiederholt und es stellte sich dabei folgendes heraus:

Sowie ich mich mit der Pfeife 1 bis $1 \cdot 2$ *m* vom Terrarium entfernt hatte, hörte das Versuchstier zu alternieren auf, begann aber sofort wieder zu alternieren, wenn ich seinem Terrarium wieder auf etwa $0 \cdot 8$ *m* nahegekommen war.

Nun verkürzte ich die Pfeife, soweit es noch ging, und wiederholte den Versuch. Es entstand bei der Betätigung der Pfeife das gleiche Blasegeräusch wie vorher, aber das Tier blieb die ganze Zeit stumm.

2. Nun stimmte ich die Pfeife abermals beiläufig auf a_7. Als das Alternieren mit diesem Ton wieder herbeigeführt war, ging ich mit der Pfeife vom Terrarium des Versuchstieres auf 1 *m* Entfernung zurück. Das Tier alternierte ununterbrochen weiter. Ich beschleunigte die Betätigung des Gummiballgebläses und das Männchen folgte mit gleicher Beschleunigung. Dann setzte ich mit der Pfeife eine kurze Zeit aus. Das Tier zirpte nun entweder weiter, wobei es seine Zirplaute wie im Vorspiel rasch aufeinanderfolgen ließ, oder es verstummte. In beiden Fällen aber begann es sofort wieder zu alternieren, sobald ich die für mich unhörbare Pfeife betätigte.

An einem späteren Tage, an dem das Männchen wieder zirplustig war, wiederholte ich diese Versuche, wobei aber das Terrarium unbedeckt war. Das Tier alternierte mit dem Ton a_7 wie vorher, aber jetzt auf eine Entfernung von etwa $1 \cdot 5$ *m*.

Einige Tage nachher fand noch eine Wiederholung statt. Das Terrarium mit dem Männchen *B* wurde dabei auf eine dicke Unterlage aus Watte aufgestellt und über das Terrarium eine Glaswanne (Länge = 21 *cm*, Breite = Höhe = 12 *cm*) so gestülpt, daß deren Ränder auf die Watteunterlage zu stehen kamen und sich die Wände der beiden Gefäße nirgends berührten. Durch die Glaswände konnte ich die Bewegungen der Flügeldecken des Versuchstieres beobachten, dessen Zirplaute aus dem verschlossenen Raum derart schwach hervordrangen, daß sie mein Ohr kaum mehr wahrnehmen konnte. Das Tier war bei dieser Versuchsanordnung nicht mehr imstande, mit dem Ton a_7 zu alternieren. Als ich aber die Glaswanne auf der einen Seite nur ein klein wenig in die Höhe hob und in dieser Lage befestigte, konnte ich das Männchen wieder zum Alternieren bringen. Es alternierte aber jetzt nur noch auf eine Entfernung von etwa $0 \cdot 4$ *m*.

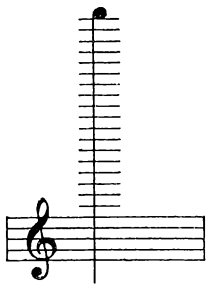
Das Verhalten des Männchens *C* war seit dem 16. September, an welchem Tage es bekanntlich längere Zeit hindurch mit der

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Galtonpfeife alterniert hatte, dauernd ungünstig. Ich konnte es zwar noch etlichemal zum Alternieren mit dem Versuchston g_5 bringen, als ich aber höher stieg, versagte es, bevor ich die nächste Oktave erreichte. So mußte die Bestimmung der oberen Hörgrenze bei diesem Männchen unterbleiben.

Nach diesen Untersuchungen kann ich somit behaupten:

Der höchste, künstlich hervorgebrachte Ton der C-Dur-Skala, mit dem bisher ein Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab. alterniert hat, ist annähernd a_7



mit 27.840 Schwingungen pro Sekunde.

Bei diesen Versuchen verwendete ich stets nur die Pfeife 2338. Ich wollte mich nun überzeugen, ob ich auch unter Zuhilfenahme der Pfeife 1491 zu demselben Ergebnis kommen würde. Nach dem analogen Versuche mit dem Versuchstier *A* war dies zu erwarten.

Zur Kontrolle benützte ich die vorher verwendete Pfeife 2338. Jeder einzelne Versuchston wurde stets auf beiden Pfeifen eingestellt. Um sie bequem betätigen zu können, befestigte ich sie auf einem Ständer.

Diese Versuche brachten nun folgendes an den Tag:

Bis zu dem Ton f_7 alternierte das Männchen *B* in gleicher Weise mit beiden Pfeifen. Nachdem aber diese auf den Versuchston g_7 eingestellt worden waren, änderte es sein Verhalten.

Wurden die beiden Pfeifen nacheinander angeblasen, so konnte ich das Tier nur dann zum Alternieren bringen, wenn ich die Pfeife 2338 benützte. Betätigte ich die beiden Pfeifen gleichzeitig, dann alternierte das Männchen jedesmal. Setzte ich mit der Pfeife 1491 aus, so alternierte es mit der anderen weiter. Setzte ich aber mit der Pfeife 2338 aus, dann hörte es auf zu alternieren, auch wenn ich die andere im gleichen Tempo weiter betätigte.

Dieses auffallende Verhalten des Tieres veranlaßte mich, die Stimmritze der Pfeife 1491 zu untersuchen. Da ich keine Beschädigung vorfand,[1] setzte ich meine Bemühungen fort. Doch das

[1] Doch ist es immerhin möglich, daß diese schon viele Jahre in Gebrauch stehende Pfeife im Laufe der Zeit etwas gelitten hatte. Die andere Pfeife war ganz neu. Aus diesem Grunde verwendete ich sie, mit Ausnahme der beiden oben besprochenen Wiederholungsversuche, stets an erster Stelle.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Männchen war mit dem auf der Pfeife 1491 eingestellten g_7 nicht zum Alternieren zu bringen. Es unterschied, sobald es alternationslustig war, die beiden Pfeifen stets mit geradezu absoluter Sicherheit voneinander.

Ich dachte nun an die mit dem Versuchstier *A* vorher durchgeführten Versuche. Auch dieses Männchen hatte auf den Ton g_7 nicht reagiert. Doch war im Verhalten der beiden Männchen gegenüber g_7 ein wesentlicher Unterschied.

Wurde nämlich g_7 auf der Pfeife 1491 angeblasen, dann alternierte weder das Männchen *A* noch das Männchen *B*. Erzeugte ich aber g_7 auf der Pfeife 2338, dann alternierte mit diesem Ton wohl das Männchen *B*, nicht aber das Männchen *A*.

Daraus folgt:

1. Der Ton g_7 wurde beim Anblasen der Pfeife 1491 nicht erzeugt, denn sonst hätte das Versuchstier *B* mit dieser alterniert.

2. Der Ton g_7 lag bereits außerhalb der Hörgrenze des Versuchstieres *A*, denn sonst hätte dieses mit der Pfeife 2338 alterniert.

So wurde es nun aufgedeckt, daß ich bei dem früher erwähnten, mit vertauschten Pfeifen wiederholten Versuche (Versuchstier *A*) einer Täuschung unterworfen war, als ich annahm, *A* alterniere mit g_7 der Pfeife 1491 nicht, weil g_7 bereits außerhalb der Hörgrenze von *A* liege, während in Wirklichkeit das Alternieren deshalb unterblieben war, weil die Pfeife 1491 g_7 gar nicht mehr zu erzeugen vermochte. Da die gleiche Annahme hinsichtlich der Pfeife 2338 aber zutreffend war, bleibt das beim Versuchstier *A* vorher erhaltene Ergebnis von der erfolgten Täuschung unberührt. Es war eben der nicht vorauszusehende Fall eingetreten, daß einerseits g_7 bereits außerhalb der Hörgrenze von *A*, anderseits aber gleichzeitig auch außerhalb der Leistungsfähigkeit der Pfeife 1491 lag. Daher ist es auch erklärlich, daß ich bei der Wiederholung des Versuches mit vertauschten Pfeifen beim Versuchstier *A* das gleiche Resultat erzielen konnte wie vorher, als ich 1491 als Grundpfeife und 2338 als Grenzpfeife verwendete.

Die Möglichkeit zu diesen Feststellungen war aber erst gegeben, nachdem das Versuchstier *B* die beiden Pfeifen voneinander unterschieden hatte. Mein Ohr vermochte, wie bereits erwähnt, den Ton g_7 überhaupt nicht mehr wahrzunehmen und konnte auch sonst nicht den geringsten Unterschied zwischen den beiden Pfeifen feststellen.

Was nun das beim Versuchstier *B* unter Zuhilfenahme der Pfeife 2338 erzielte Ergebnis anbelangt, so konnte die Frage, ob der letzte Versuchston a_7 auch schon die obere Hörgrenze bei diesem Tier darstelle, nicht entschieden werden. Es stand mir eben kein verläßliches Tongerät zur Erzeugung der erforderlichen hohen Töne mehr zur Verfügung. Auf der Galtonpfeife 2338 — und nur diese kam hier in Betracht — ließ sich a_7 nur noch annähernd, h_7 überhaupt nicht mehr einstellen. Mit Rücksicht aber auf das beim Männchen *A*

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

erzielte Ergebnis dürfte die äußerste obere Grenze des akustischen Reizgebietes bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ von a_7 nicht mehr weit entfernt sein. Indessen ist es auffallend, daß das Versuchstier *B* stets so leicht zum Alternieren mit dem Versuchston a_7 gebracht werden konnte, daß ich kein einziges Mal die Grundpfeife benötigte. Zur Klärung dieser Frage bedarf es daher noch weiterer Untersuchungen.

II. Bestimmung der unteren Hörgrenze.

Der Vorgang bei diesen Untersuchungen war zunächst der gleiche wie vorher.

Der erste Ton, mit dem ich das Alternieren des Versuchstieres einleitete, war auch hier g_5. Von da ab schritt ich in der C-Dur-Skala von Stufe zu Stufe immer tiefer und kam zu g_4, dem tiefsten Ton, den ich mit der Galtonpfeife Nr. 2338 noch erzeugen konnte. Von g_4 abwärts verwendete ich verschiedene Lippen- und Zungenpfeifen und eine Stimmgabel.

Der tiefste Ton, mit dem die Versuchstiere *A* und *B* noch zum Alternieren gebracht werden konnten, war a_1. Dies waren die Töne einer Zungenpfeife und einer Stimmgabel. Doch mußte hiebei die Pfeife ziemlich stark angeblasen und die Stimmgabel mit einem Metallstäbchen angeschlagen werden.

Mit Rücksicht auf die große Empfindlichkeit meiner Versuchstiere für hohe Töne mußte ich aber annehmen, daß die Tiere nicht mit dem Grundton a_1, sondern mit irgendeinem Oberton alternieren. Tatsächlich zeigte es sich, daß keines der beiden Tiere mehr zum Alternieren mit dem Ton a_1 zu bringen war, sobald ich zur Erzeugung dieses Tones eine gedeckte Lippenpfeife verwendete, deren Grundton ausnehmend rein war.

Beim starken Anblasen der Zungenpfeife und beim Anschlagen der Stimmgabel mit einem Metallstäbchen entstanden eben neben dem Grundton a_1 auch noch zahlreiche Obertöne, von denen einer oder mehrere bereits dem akustischen Reizgebiet von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ angehörten und so das Alternieren ermöglichten.

Der Weg der nun folgenden Untersuchungen schien hiemit vorgezeichnet. Es wäre darnach nur notwendig gewesen, von a_1 aufwärts bis zu jenem obertonfreien Grundton vorzuschreiten, mit dem wieder ein sicheres Alternieren hätte herbeigeführt werden können.

Da stellten sich aber zwei Schwierigkeiten entgegen.

Erstens war es mir damals nicht möglich, mit voller Sicherheit festzustellen, ob die zu verwendenden Versuchstöne wirklich vollkommen obertonfrei waren. Die gewöhnlichen Tongeräte,

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wie die früher genannte Lippenpfeife, konnten bei der Erzeugung der Töne nur so lange in Betracht kommen, als das Versuchstier nicht dahingebracht werden konnte, mit dem betreffenden Ton zu alternieren. War aber dies einmal der Fall, dann entstand sofort die Frage, alterniert das Tier mit dem Grundton oder mit einem Oberton.

Zweitens zeigte es sich, daß tiefere Töne, namentlich solche, die annähernd obertonfrei waren, eine geradezu abschreckende Wirkung auf meine Versuchstiere ausübten. Wollte ich z. B. mit dem Ton a_1 der früher genannten Lippenpfeife das Alternieren herbeiführen, so verstummten die Männchen, die vorher noch lebhaft miteinander alterniert hatten, nach kurzer Zeit.

Hingegen verloren tiefere Töne ihre abschreckende Wirkung, falls sie reich an Obertönen waren. So konnte ich das Männchen *A* dahinbringen, daß es sogar beim Erklingen des Tones c_0 nicht verstummte, wenn ich dafür sorgte, daß bei dessen Erzeugung auch zahlreiche Obertöne entstanden. Dies geschah, indem ich diesen Ton auf einer Zither durch starkes Anschlagen der entsprechenden Griffbrettseite nahe am Steg mit einem Plektron hervorbrachte. Das Tier alternierte mit c_0 zwar nicht, reagierte aber auffallenderweise dennoch auf diesen Ton, und zwar folgendermaßen:

Sobald die Saite in regelmäßigen Intervallen ein paarmal hintereinander angeschlagen wurde, begann das Tier zu zirpen, indem es seine Zirplaute in mäßigem Tempo in ziemlich gleichen Intervallen aufeinanderfolgen ließ und so lange zirpte, solange die Saite angeschlagen wurde. Hörte aber die Saite zu tönen auf, dann unterbrach kurz nachher auch mein Männchen sein Gezirpe, um es wieder fortzusetzen, wenn die Saite von neuem erklang.

So geriet ich mit einemmal in eine sehr bedrängte Lage.

Verwendete ich nämlich bei der Bestimmung der äußersten unteren Grenze des Hörbereiches von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ nur halbwegs obertonfreie Töne, dann beantworteten die Versuchstiere den akustischen Reiz ganz unbestimmt und ungenau, indem sie verstummten. Entstanden aber bei der Erzeugung des Versuchstones auch allerlei Obertöne und beantworteten die Tiere den akustischen Reiz präzis, indem sie mit ihm alternierten, dann konnte ich nicht feststellen, mit welchem Ton sie eigentlich alternierten.

Es ergab sich demnach die Notwendigkeit, eine Versuchsanordnung auszuarbeiten, bei welcher einerseits die Versuchstiere an obertonfreie tiefe Töne gewöhnt werden konnten, und die es anderseits ermöglichte, bei der Untersuchung reine Töne zu verwenden.

Das Wesentliche dieser Versuchsanordnung bestand in folgendem:

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die beiden Versuchstiere, die Männchen *A* und *B*, befanden sich in zwei etwa 4 *m* voneinander entfernten Behältern, die von schalldämpfenden Wänden umgeben waren. Dadurch wurde der Stridulationsschall von *A* und *B* so stark gedämpft, daß sie bei der Übertragung des Schalles durch die Luft miteinander weder einen Wechselgesang anstimmen, noch alternieren konnten. In jedem Behälter war eine Telephonstation eingerichtet. Der Experimentierende war in der Lage, die telephonische Verbindung zwischen *A* und *B* herzustellen oder zu unterbrechen, wie eben der Gang des Versuches es erforderte.

In einer geraden Linie zwischen *A* und *B* war in der Mitte der Bodenfläche je eines erschütterungsfrei drehbaren Schalltrichters je ein Hilfsmännchen aufgestellt. Jedes befand sich in seinem Behälter und war von dem benachbarten Versuchstier etwa 0·75 *m* entfernt. Die Entfernung der beiden Schalltrichter voneinander betrug, von Mitte zu Mitte gemessen, etwa 2·5 *m*.

Waren die Öffnungen der beiden Schalltrichter einander zugekehrt (I. Stellung), so konnten die Versuchstiere *A* und *B* mit den beiden Hilfsmännchen nicht alternieren, wohl aber diese miteinander. Waren hingegen die Schalltrichteröffnungen voneinander ab- und den Versuchstieren *A* und *B* zugekehrt (II. Stellung), dann konnte jedes der beiden Versuchstiere wohl mit dem benachbarten Hilfsmännchen, dieses aber nicht mit dem anderen Hilfsmännchen alternieren.

Ich bemerke, daß bei starkem Stridulationsschall der beiden Hilfsmännchen die dünnwandigen Schalltrichter mit Watteblättern bedeckt und verhängt werden mußten, um jede gegenseitige akustische Beeinflussung der beiden Hilfsmännchen in der II. Stellung der Schalltrichter auszuschließen und so beim Alternationsspiel die angedeutete Umgruppierung der Partner durch die Drehung der Schalltrichter zu ermöglichen.

Zu Beginn des Versuches war die Telephonverbindung zwischen *A* und *B* unterbrochen. Die beiden Schalltrichter befanden sich in der I. Stellung. Sobald *A* und *B* ihre Einzelgesänge und die beiden Hilfsmännchen ihre Alternationsgesänge angestimmt hatten, wurde die telephonische Verbindung zwischen *A* und *B* hergestellt.

Die bei diesem Versuch verwendeten Apparate übertrugen jedoch die Zirplaute von *A* und *B* nicht in der natürlichen Höhe und Klangfarbe. Durch den Stridulationsschall der beiden Versuchstiere wurde vielmehr im Mikrophontelephonkreis ein so tiefer Ton erregt, daß *A* und *B* durch das Telephon miteinander nicht zu alternieren vermochten[1]. Dieser Ton, der Versuchston, verhinderte aber nicht

[1] Ich hatte auch die Absicht, den entsprechend verstärkten Stridulationsschall von *A* und *B* zur Betätigung von Relais zu verwenden, um die Einschaltung des tiefen Versuchstones zu bewerkstelligen. Doch gab ich zunächst der oben angegebenen Methode den Vorzug, weil der auf diese Weise erhaltene Versuchston, obgleich verhältnismäßig sehr tief, doch dem natürlichen Zirplaut in einer Beziehung noch ähnelt, indem er das Intermittierende des Zirplautes beibehält.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nur das Alternieren der beiden Versuchstiere miteinander, sondern übte auf sie, während sie zirpten, sogar eine derart abschreckende Wirkung aus, daß sie nach kurzer Zeit verstummten. Durch die beiden Hilfsmännchen konnte ich jedoch *A* und *B* wieder zum Zirpen veranlassen. Es war nur nötig, die beiden Schalltrichter in die II. Stellung zu bringen. Die Hilfsmännchen, die, wie erwähnt, bei der I. Stellung der Schalltrichter miteinander alterniert hatten, begannen nun mit den benachbarten Versuchstieren zu alternieren. Dabei spielten sich aber Vorgänge verschiedener Art ab.

Während des Alternierens mit den beiden Hilfsmännchen konnte ein jedes der beiden Versuchstiere zweierlei Arten von Schall auf zwei verschiedenen Wegen wahrnehmen. Durch die Luft die unveränderten Zirplaute des benachbarten Hilfsmännchens, mit dem es alternierte, durch das Telephon den durch die Zirplaute des anderen Versuchstieres erregten tiefen Versuchston, mit dem es aber, wie erwähnt, nicht zu alternieren vermochte. Der Versuchston (Telephonschall) und die Zirplaute von *A*, beziehungsweise von *B* ertönten, wie ersichtlich, stets gleichzeitig.

Die Versuchstiere *A* und *B* empfingen sonach, während sie zirpten und die beiden Hilfsmännchen stridulierten, zweierlei Eindrücke, die sie in geradezu entgegengesetztem Sinne beeinflußten.

Der in ihrer Nähe ertönende tiefe Schall der Telephone wirkte auf sie abschreckend und verhinderte anfänglich jede Entfaltung des Alternationsgesanges mit den Hilfsmännchen. Die beiden Versuchstiere brachten in der Folge ihre Zirplaute nur zögernd und in immer größeren Zeitabständen hervor, bis sie schließlich ganz verstummten.

Die beiden zirplustigen Hilfsmännchen aber stridulierten weiter. Sie waren ja in gar keiner Weise einer hemmenden Einwirkung der tiefen Töne ausgesetzt. Da sie nun weder miteinander, noch mit den beiden verstummten Versuchstieren alternieren konnten, stimmten sie ihre Einzelgesänge an. Diese übten aber auf die beiden Versuchstiere eine beruhigende und höchst anregende Wirkung aus.

Das Sicherheitsgefühl, das sie vorher verlassen hatte, stellte sich allmählich wieder ein. Ihre Rivalität wurde aufgestachelt, und überdies durch ihren Hang zum Alternieren verlockt, begannen sie von neuem zu zirpen. Doch in diesem Augenblick erschallten in ihrer Nähe die tiefen Töne, die vorher zugleich mit ihnen verstummt waren, wieder. Und nun wurden sie durch denselben tiefen Schall, den sie selbst immer wieder bei jeder Elytrenbewegung hervorriefen, abermals bei ihrem Gezirpe beunruhigt. Der Gesang der beiden Hilfsmännchen aber beruhigte sie von neuem. So wiederholte sich das Spiel.

Auf diese Weise gewöhnten sich die beiden Versuchstiere *A* und *B* bei längerer Dauer des Versuches nach und nach vollkommen an den tiefen Versuchston. Diesen Zeitpunkt konnte ich genau feststellen. Ich brauchte nämlich nur die beiden Schalltrichter in ihre I. Stellung zurückzudrehen. Dadurch entschwanden die Zirplaute der zwei Hilfsmännchen den beiden Ver-

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

suchstieren und diese stimmten nun, wenn sie sich mit dem Versuchston schon befreundet hatten, durch das Telephon eine Art Wechselgesang an.[1]

Soweit wurde der Versuch, dessen Anordnung und Verlauf hier nur kurz angedeutet werden konnten, bereits glatt durchgeführt.

Nun überlegte ich folgendes:

Ich verändere die in Betracht kommenden Bestandteile der Mikrophone und Telephone schrittweise so weit, bis die von den Telephonmembranen wiedergegebenen Töne die untere Hörgrenze meiner beiden Versuchstiere erreichen. Dieser Zeitpunkt wird sich wohl genau feststellen lassen. Denn die Versuchstiere *A* und *B*, die mit den beiden Hilfsmännchen jedesmal, wenn sie nur deren Zirplaute vernehmen konnten, alternierten und die sich bereits an den tiefen Telephonschall soweit gewöhnt hatten, daß sie tagtäglich durch das Telephon miteinander einen Wechselgang anstimmten, werden nun offenbar auch auf telephonischem Wege miteinander alternieren, sobald sie es nur imstande sein werden. Dies wird aber in dem Augenblick der Fall sein, in welchem ich mit dem Versuchston das akustische Reizgebiet meiner beiden Versuchstiere betrete.

Es blieb aber noch die Aufgabe, reine Versuchstöne zu erzeugen. In dieser Beziehung gab mir die Radiotechnik die Mittel an die Hand, einerseits einfache Sinusschwingungen direkt hervorzurufen, anderseits auf andere Weise erzeugte Töne von ihren Nebentönen zu befreien.

Die kurze Spanne Zeit, die mir im Jahre 1925 für diese Versuche noch zur Verfügung stand, reichte jedoch nicht mehr aus, die hiefür erforderlichen Apparate herzustellen. Ich war also gezwungen, diese Untersuchungen vor ihrem Abschluß abzubrechen.

Bezüglich der unteren Hörgrenze bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ kann ich demnach vorläufig nur sagen, daß sie höher liegen dürfte als a_1.

Den vorstehenden Erörterungen möchte ich an dieser Stelle noch einige Worte über meine Versuchstiere folgen lassen.

Das Versuchstier *A* war das erste Männchen von *Thamnotrizon apterus* Fab., das mit einem künstlich erzeugten Ton alternierte. Als unermüdlicher Vorsänger ermöglichte es die Durchführung beinahe aller in dieser Schrift mitgeteilten Versuche.

Da es lange Zeit hindurch mein einziges Versuchstier war, habe ich es besonders sorgfältig gepflegt. So ist es mit der Zeit sehr zutraulich geworden. Wenn ich bei seiner Fütterung das Terrarium

[1] Mit der Auslösung des Wechselgesanges durch diesen Versuchston wurde das akustische Reizgebiet der beiden Versuchstiere noch keineswegs erreicht. Denn bekanntlich können auch Männchen, die ihrer Tympanalorgane vollständig beraubt sind, unter bestimmten Bedingungen eine Art Wechselgesang anstimmen [a. a. O. (siehe p. 329, Anm. 1) p. 892].

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

abdeckte, kam es beinahe jedesmal aus seinem Versteck hervor und ging auf den Futterplatz zu, den es genau absuchte. Nachdem es seinen Hunger und Durst gestillt hatte, verkroch es sich wieder.

Dieses Verhalten des Tieres brachte mich auf den Gedanken, es dahin zu dressieren, daß es auf einen bestimmten Ton hin seine Futterstätte aufsuche. Es war aber schon zu spät. Bald nach Beginn dieser Versuche begann das Männchen zu kränkeln und ging am 9. Oktober 1925 ein.

Das Versuchstier *B* hat sich ziemlich spät entschlossen, mit den Tönen der Galtonpfeife zu alternieren. Dessenungeachtet konnte ich unter Zuhilfenahme dieses Männchens die zuerst mit dem Versuchstier *A* durchgeführten Versuche größtenteils wiederholen und so kontrollieren.

Sein ungemein feines Gehör und seine erstaunliche Geschicklichkeit, sich beim Alternieren allen Änderungen der Tempi anzupassen, übertraf alles, was bis dahin diesbezüglich beobachtet worden war. Auffallend war es auch, daß es bei seinem Alternationsspiel den Ton der Galtonpfeife zu wiederholten Malen dem Stridulationsschall seiner benachbarten Artgenossen gewissermaßen vorgezogen hat. Es ging am 2. November 1925 ein.

Das Versuchstier *C* alternierte mit den Tönen der Galtonpfeife nur einige wenige Male längere Zeit hindurch. Sonst blieb es seiner Rolle als Nachsänger treu. Dadurch leistete es mir wertvolle Dienste. Es ging am 20. Oktober 1925 zugrunde.

Schlußbemerkung.

Thamnotrizon apterus Fab. ♂ vermag auf künstlich erzeugte Töne und verschiedene Geräusche zu reagieren.

Zwei Bereiche von Schallwellen sind es, welche das Tier hiebei voneinander unterscheidet. Die dem einen Bereich entnommenen akustischen Reize — Schallwellen von verhältnismäßig kleiner Länge — werden unter bestimmten Bedingungen in einer über alle Maßen präzisen Weise beantwortet; die akustischen Reize des zweiten Bereiches hingegen nur unbestimmt und ungenau. Die scharfe Grenze zwischen den beiden zu ziehen, wird meine nächste Aufgabe sein. Sobald der Umfang des akustischen Reizgebietes bei *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ bestimmt sein wird, will ich dessen Tonunterscheidungsvermögen bezüglich der Höhe und Klangfarbe einer genaueren Untersuchung unterwerfen.

Dann aber interessiert die Frage:

Wäre es möglich, mein Versuchstier auf einen bestimmten Ton des zweiten Bereiches zu dressieren?

Den Aufschluß über diese und andere im Laufe der vorliegenden Ausführungen aufgeworfene Fragen werden die Untersuchungen der nächsten Jahre bringen.